

ORSAY
Série A. N°
N° d'ordre
437

THESES

PRESENTEES

Inscrit aux archives originales
de la Commission de Documentation
N° 10
A.O. 2910

A LA FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY

UNIVERSITE DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

Brigitte LEVITA

1^{re} THESE Etude de l'homochromie chez Oedipoda coerulea L.
(Acridien, Orthoptère).

2^{me} THESE Propositions données par la Faculté.

Soutenues le Janvier 1969 devant la Commission d'Examen :

MM. BERGERARD

Président

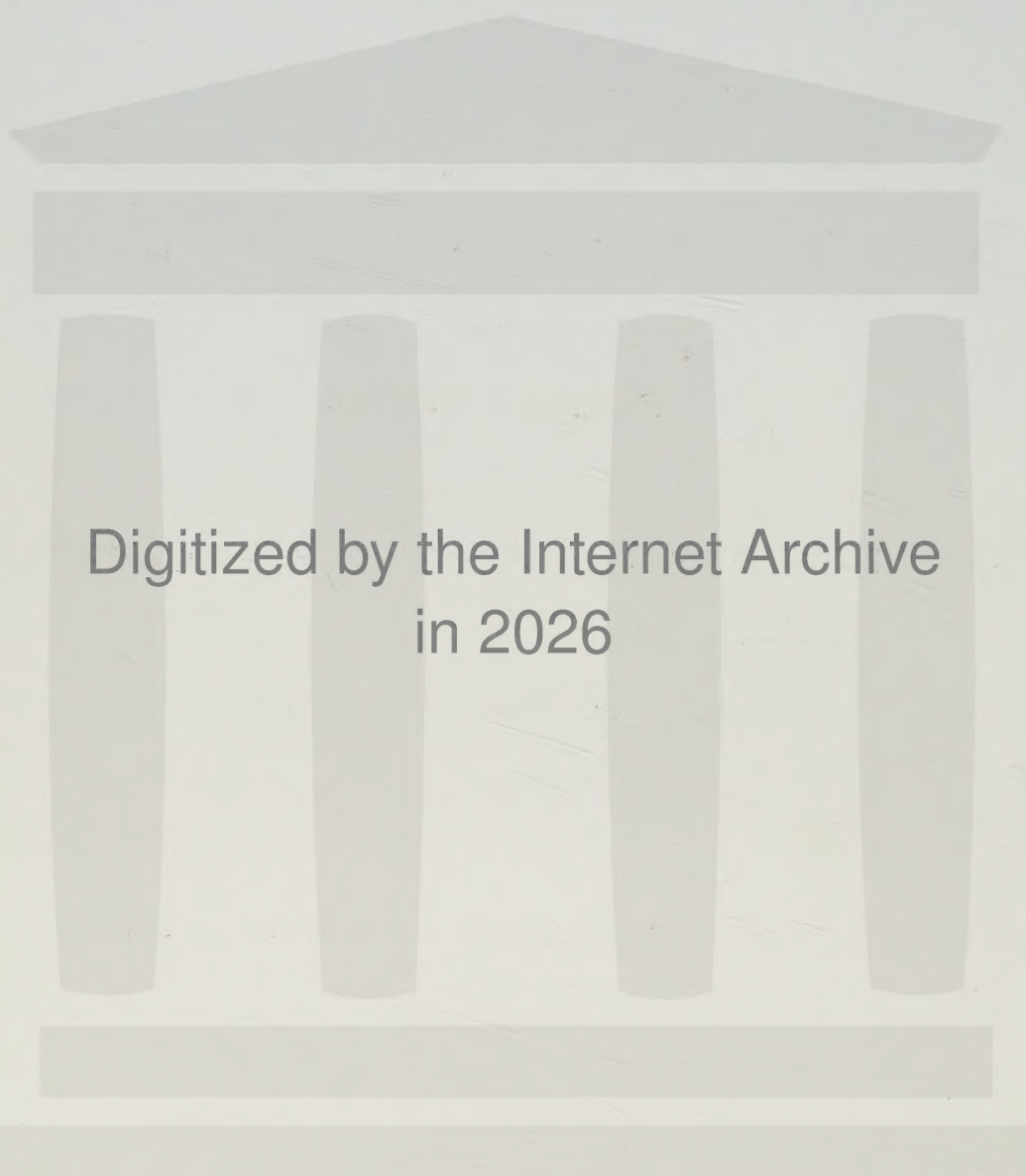
GRASSÉ

Mme FUZEAU-BRAESCH

Examineurs

MM. CASSIER

BARBIER



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552216_0009

THESES

PRESENTEES

A LA FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY

UNIVERSITE DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

Brigitte LEVITA

1^{re} THESE Etude de l'homochromie chez Oedipoda coerulescens L.
(Acridien , Orthoptère) .

2^{me} THESE Propositions données par la Faculté .

Soutenues le Janvier 1969 devant la Commission d'Examen :

MM. BERGERARD

Président

GRASSÉ

Mme FUZEAU _BRAESCH

Examineurs

MM. CASSIER

BARBIER

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY

UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

Brigitte LEVITA

en THÈSE de l'Institut de Chimie des Substances Naturelles

(Activité Catalytique)

sur THÈSE proposée par la Faculté



Reçue le 10/10/70 par la Commission d'Examen

Président

M. VIGGERS

CLASSE

M. FLEURY-BRACH

Examinateurs

M. CASPIS

M. BARBER

A V A N T - P R O P O S

* * *

C'est au laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences d'ORSAY que ce travail a été réalisé.

Que Monsieur le Professeur BERGERARD trouve ici l'expression de ma respectueuse gratitude. En m'accueillant dans son laboratoire, il m'a donné la possibilité de mener à bien ces recherches dans des conditions matérielles favorables. J'ai apprécié l'intérêt bienveillant qu'il a toujours témoigné à mes travaux.

Je suis très obligée envers Monsieur le Professeur GRASSE, Membre de l'Institut, d'avoir suivi le déroulement de ma thèse avec sollicitude, de m'avoir appuyée de son autorité et de participer à la conclusion de ce mémoire.

Je suis heureuse de pouvoir exprimer ma reconnaissance à Madame FUZEAU-BRAESCH, Maître de Recherche au C.N.R.S., qui a su guider mes premiers pas dans la Recherche, puis me témoigner sa confiance en me proposant le sujet de cette étude, me révélant ainsi l'attrait de la biologie pigmentaire. Ses conseils attentifs ainsi que sa compétence en ce domaine ont assuré l'accomplissement de ce travail.

Monsieur BARBIER, Maître de Recherche au C.N.R.S., par son aide précieuse, a permis l'apport d'une base biochimique à cette étude. Qu'il me soit permis de l'en remercier.

Je sais gré à Monsieur le Professeur CASSIER d'avoir bien voulu faire partie du jury et me proposer le second sujet.

Je tiens à remercier Madame VALADAS, Mademoiselle MILLEREAU et Monsieur MICHELHACISKI pour leur aide technique efficace.

Il m'est enfin particulièrement agréable d'exprimer ma reconnaissance à tous mes collègues et amis, qui m'ont toujours témoigné sympathie et encouragements.

S O M M A I R E

	Pages
INTRODUCTION.....	1
<u>PREMIER CHAPITRE</u>	
<u>ETUDES PRELIMINAIRES DU PHENOMENE D'HOMOCHROMIE</u>	
I - <u>BIOLOGIE DU MATERIEL</u>	3
1°) Méthode d'élevage des adultes récoltés dans la nature.....	3
2°) Ponte.....	4
3°) Diapause.....	5
4°) Eclosion et vie post-embryonnaire.....	7
II - <u>VARIATIONS PIGMENTAIRES</u>	9
1°) Description des variations dans la nature - Rappel des principaux faits connus.....	9
2°) Reproduction au laboratoire du phénomène d'homo- chromie.....	11
3°) Codification des différentes colorations.....	12
4°) Caractère adaptatif de l'homochromie.....	14
5°) Influence de l'isolement sur la pigmentation d' <u>Oedipoda</u>	14
III - <u>LOCALISATION DES PIGMENTS ET MECANISME PIGMENTAIRE DE L'HOMOCHROMIE</u>	16

DEUXIEME CHAPITREANALYSE BIOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE
DES VARIATIONS PIGMENTAIRES

I - ETUDE DU ROLE DE DIFFERENTS FACTEURS EXTERNES	19
=====	
1°) Température.....	19
2°) Irradiation lumineuse.....	19
3°) Etude de l'influence de la longueur d'onde de la lumière incidente et réfléchie.....	20
A) Problèmes techniques.....	20
a) intensité lumineuse	
b) qualité de la lumière	
c) solution adoptée	
B) Etude expérimentale.....	22
a) influence de la lumière incidente colorée	
b) influence du substrat	
c) interactions entre lumière et substrat	
II - PHOTORECEPTION.....	28
=====	
1°) Vernissage des yeux composés.....	28
2°) Mise en évidence du rôle primordial des yeux composés dans le phénomène d'adaptation chro- matique.....	30
3°) Changements de couleur de l'Imago.....	32
4°) Vernissage de différentes régions tégu- mentaires.....	33
5°) Etude des réponses électrorétinographiques d' <u>Oedipoda</u> à des stimulations de longueurs d'onde et d'intensités variés.....	35

TROISIEME CHAPITREANALYSE SPECTROPHOTOMETRIQUE ET
COLORIMETRIQUE DE L'HOMOCHROMIE

I - LES BASES DE LA COLORIMETRIE.....	38
=====	
II - MISE AU POINT DE LA METHODE D'ANALYSE.....	40
=====	

	Pages
III - <u>ETUDE SPECTROPHOTOMETRIQUE ET COLORIMETRIQUE</u>	
<u>"IN VIVO" DE L'HOMOCHROMIE D'OEDIPODA COERULESCENS L...</u>	44
IV - <u>DELIMITATION DES POSSIBILITES PIGMENTAIRES ADAP-</u> <u>TATIVES D'OEDIPODA.....</u>	47
V- <u>ANALYSE DE L'INFLUENCE DE LUMIERES COLOREES SUR LA</u> <u>PIGMENTATION D'OEDIPODA.....</u>	52
VI - <u>ANALYSE DE L'INFLUENCE DU FACTEUR DE CLARTE ET DE</u> <u>LA TEINTE DU SUBSTRAT SUR LA PIGMENTATION D'OEDIPODA....</u>	55
1°) Substrats de teintes différentes (longueurs d'onde dominantes différentes) et de même facteur de clarté.....	55
2°) Substrats de même teinte (même longueur d'onde dominante) et de facteurs de clarté différents.....	56

QUATRIEME CHAPITRE

ETUDE CHIMIQUE DES PIGMENTATIONS D'OEDIPODA COERULESCENS

I- <u>ETUDE DU PIGMENT VERT DE L'HEMOLYPHE.....</u>	61
1°) Exposé des résultats.....	61
2°) Exposé des techniques et des détails expérimen- taux.....	63
II- <u>ETUDE DES PIGMENTATIONS HYPODERMIQUES ROUGES-</u> <u>JAUNES-NOIRES ET GRISES.....</u>	64
1°) Exposé des résultats.....	64
2°) Exposé des techniques et des détails expérimen- taux.	66
DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS	70
BIBLIOGRAPHIE.....	75

I N T R O D U C T I O N

* * *

De nombreux insectes présentent une coloration générale qui s'harmonise, parfois de façon remarquable, avec la teinte du milieu où ils se tiennent et tendent par là même à s'y dissimuler. D'autres modifient leur pigmentation en fonction du substratum : ils réalisent l'adaptation chromatique de leur tégument par différents moyens.

Les uns s'adaptent rapidement à des modifications du milieu : c'est l'adaptation dite "physiologique" dont le mécanisme réside dans la migration de granules pigmentaires à l'intérieur des cellules hypodermiques du tégument (par exemple : phasmes). La biologie et la physiologie de ce phénomène sont actuellement bien connues (DUPONT-RAABE, 1957).

Dans un autre type de variation chromatique, la modification est lente, prolongée, et se réalise par l'élaboration en quantités variables, de différents pigments, le plus souvent au moment de la mue. Une telle variation est dite "morphologique". Dans ce type de variation, il faut ranger les phénomènes d'homochromie dont la compréhension est encore imparfaite.

Parmi les insectes, ce sont les Orthoptères appartenant au genre Oedipoda qui offrent le phénomène d'homochromie le plus remarquable, à savoir la capacité de prendre de nombreuses colorations en fonction de substrats de différentes couleurs.

Oedipoda coerulescens Linné sert de matériel de base au présent travail.

Pour étudier au laboratoire le phénomène d'homochromie, il est indispensable de bien connaître le matériel qui doit servir à l'expérimentation. Aussi avons-nous procédé, dans un premier chapitre,

à l'étude préliminaire du phénomène d'homochromie. Les conditions techniques d'élevage et le cycle biologique sont décrits. Les variations pigmentaires observées chez Oedipoda dans la nature sont reproduites au laboratoire et précisées. Le caractère adaptatif de l'homochromie est démontré et l'hypothèse d'un effet de groupe à manifestation pigmentaire est écartée. Enfin, l'étude histologique du tégument permet de localiser les granules pigmentaires et de fournir une explication du mécanisme pigmentaire de l'homochromie.

J'ai choisi de délimiter cette étude aussi vaste des variations pigmentaires d'Oedipoda à trois principaux niveaux n'analyse : biologique, physique et chimique. C'est ainsi que ce travail ne comporte pas volontairement de recherches dans le domaine physiologique interne du mécanisme de l'homochromie.

C'est par souci de clarté que nous divisons l'étude expérimentale en trois chapitres.

L'analyse biologique et physiologique des variations pigmentaires est réalisée dans le second chapitre. Le rôle de différents facteurs externes est étudié, en particulier celui de l'irradiation lumineuse et son niveau d'action.

Le troisième chapitre est consacré à l'analyse physique des diverses pigmentations. La mise au point d'une nouvelle méthode spectrophotométrique et colorimétrique permet d'étudier de façon objective l'homochromie d'Oedipoda et d'en apprécier les limites physiques réelles.

L'étude chimique des différentes pigmentations est abordée dans le dernier chapitre.

D'après les résultats des analyses physique des différentes pigmentations et chimique des pigments, on tentera dans une discussion générale une interprétation de quelques aspects des faits dégagés par l'étude biologique. On pourra enfin envisager la possibilité de développements ultérieurs des analyses dans les mêmes domaines, et dégager de nouvelles perspectives, en particulier, au niveau du mécanisme physiologique interne.

PREMIER CHAPITRE

ETUDES PRELIMINAIRES DU PHENOMENE D'HOMOCHROMIE .

I - B I O L O G I E D U M A T E R I E L (LEVITA, 1963à)

=====

Pour réaliser au laboratoire l'étude des phénomènes d'homochromie et l'analyse du mécanisme même de la coloration homochrome chez les Insectes, il est nécessaire de connaître les caractéristiques biologiques de ceux-ci et d'en obtenir l'élevage complet.

Parmi les Insectes, les Oedipodinae offrent l'un des phénomènes d'homochromie les plus remarquables, à savoir la capacité de prendre de nombreuses colorations en fonction de substrats de différentes couleurs (ERGESE, 1950-1957).

Oedipoda coerulescens Linné, la plus commune des espèces françaises, fait l'objet de notre étude.

Les souches élevées au laboratoire proviennent de trois régions de France : l'une, méridionale, de Banyuls (Pyrénées Orientales), une autre plus septentrionale, de l'île de Noirmoutier (Vendée), et une troisième de montagne (altitude : 1200 m), Seyne-les-Alpes (Basses-Alpes).

1°) METHODE D'ELEVAGE DES ADULTES RECOLTES DANS LA NATURE

L'élevage est réalisé dans des cages cylindriques (duralumin et rhodoïd) à couvercle perforé, d'une capacité d'environ 12 litres. Cette méthode d'élevage est inspirée de celle décrite par HUNTER-JONES (1956) et ALBRECHT (1958) dans leurs travaux sur Locusta. Dans ces enceintes, à l'aide de nombreux essais, les conditions d'élevage les meilleures ont été recherchées.

L'alternance de lumière et d'obscurité quotidienne est très favorable ; c'est pourquoi une photopériode de 12 heures par jour fut primitivement choisie de façon arbitraire. Chaque cage est placée auprès d'une ampoule de 75 watts. La température à l'intérieur des cages est de 35°C pendant l'illumination ; elle tombe aux environs de 20°C (température de la pièce) pendant la période obscure. La position excentrique de l'ampoule fournit à l'intérieur des cages un gradient de température favorable.

La nourriture consistait au début de nos expériences en blé germé, d'environ 8 à 10 jours. Par la suite, nous avons modifié le régime alimentaire ; les oedipodes manifestant une nette préférence pour d'autres végétaux : le plantain (*Plantago* sp.) et le trèfle (*Trifolium* sp.). Les feuilles de plantain et de trèfle fournissent à elles seules l'humidité dans le milieu ambiant, l'hygrométrie variant de 10 à 30 %. La nourriture fraîche, renouvelée tous les jours, est accompagnée de son de froment constituant la portion sèche de l'alimentation.

Les insectes sont généralement attirés vers la source de lumière, de telle sorte que nous nous efforçons de placer la nourriture dans la région la plus proche de l'ampoule.

2°) PONTE

Les femelles de la première génération obtenue au laboratoire durent être âgées d'au moins deux semaines après la dernière mue pour se révéler aptes à la ponte. Celles qui furent récoltées dans la nature ont pondu immédiatement : elles avaient donc déjà subi la maturation.

Des couples (3 ou 4) d'oedipodes sont réunis dans les cages. Les mâles sont de taille plus réduite (15 à 21 mm) que les femelles (22 à 28 mm).

Les accouplements sont répétés et de durée variable mais courte (quelques minutes).

On fait pondre les femelles dans du sable de rivière humide contenu dans un tube de plexiglas dont le fond, perforé de trois trous, permet l'élimination de l'excès d'eau. Chaque tube n'est utilisé comme pondoir que pendant deux ou trois jours. Passé ce temps, il est recouvert d'un couvercle et maintenu à 30°C.

Les oeufs sont inclus dans des oothèques brunâtres, enfoncées de 2 à 3 cm dans le sable (voir description de FABRE, 1919).

Une femelle adulte vit pendant une durée voisine de trois mois et pond 50 à 60 oothèques. Chaque oothèque contient en moyenne 14 à 18 oeufs (la moyenne a été calculée sur un nombre connu d'oothèques : 20).

Maintenus à 30°C durant trois semaines, les oeufs n'éclosent pas, car il existe une diapause embryonnaire, située comme chez d'autres Acridiens, entre Anatrepsis et Catatrepsis.

3°) DIAPAUSE

Le développement des oeufs ne reprend que s'ils sont soumis pendant un certain temps à l'action du froid. A cet effet, la température de 8°C a été choisie.

Afin de pouvoir dénombrer les oeufs, on a procédé à leur repiquage (*). Les oothèques sont ouvertes, la matière spumeuse qui occupe leur tiers supérieur est enlevée. Les oeufs cylindriques, de 2 à 3 mm de long sur 1 mm de large, de couleur blanchâtre, présentent tous la même orientation en biais. Ils sont décollés à l'aide d'un scalpel et nettoyés avec un pinceau à poils souples.

Ces oeufs sont déposés sur du sable de Fontainebleau humide contenu dans un petit cristalliseur. Ils sont repiqués en biais, le micropyle enfoncé dans le sable, en raison de l'absorption d'eau qui doit s'effectuer dans cette région.

Les oeufs sont, en premier lieu, chauffés à 30°C pendant trois semaines afin qu'ils atteignent tous l'état de diapause, puis répartis en 8 lots, chaque lot contenant 21 à 39 oeufs. Ces lots sont placés dans une étuve réglée à 8°C à une date déterminée ; dix jours après, le premier lot est prélevé, réchauffé à 20°C pendant 48 heures, puis à 30°. Le deuxième lot est prélevé après 20 jours de séjour à 8°C. L'expérience dure 80 jours ; les éclosions sont dénombrées après réchauffement pendant 15 jours à 30°C et exprimées en pourcentages. Cette expérience a été réalisée parallèlement pour les trois souches.

Le tableau I réunit l'ensemble des résultats obtenus :

(*) Selon une technique communiquée par M.M. VERDIER auquel j'adresse mes vifs remerciements.

Nombre de jours passés à 8°C	Eclosions obtenues après réchauffement		
	NOIRMOUTIER	ALPES	BANYULS
10	0	0	0
20	0	0	0
30	3 (14%)	0	0
40	10 (48%)	3 (14%)	0
50	17 (80%)	6 (28%)	6 (23%)
60	19 (90%)	13 (62%)	20 (90%)
70	21 (100%)	21 (100%)	22 (100%)
80	39 (100%)	39 (100%)	37 (100%)

TABLEAU I

Si l'on compare le nombre d'éclosions dans les trois souches, on remarque que la diapause commence à être levée pour les oeufs d'oedipodes de Noirmoutier au bout de 30 jours de séjour à 8°C, de 40 jours pour la souche des Alpes et seulement de 50 jours pour celle de Banyuls. Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par CHEVALIER et GRISON (1963) sur l'anthonome du poirier : Anthonomus pyri kollar (Curculionidae, Coléoptères), dont l'imago immature entre en diapause, l'été, pendant deux mois. L'élimination de cette diapause serait d'autant plus précoce que la localité est située plus au Nord. Ici de même, c'est la souche la plus septentrionale (Noirmoutier) dont l'éclosion est la plus rapide ; l'élimination de diapause exigeant en moyenne, une quantité de froid moindre par rapport aux autres souches. Cependant, il faut remarquer que, dans les trois cas, la totalité des oeufs sont éclos après 70 jours, seul varie l'étalement antérieur des éclosions.

Afin de tester la fragilité des oeufs à l'action du froid, des lots d'oedipodes des Alpes ayant séjourné respectivement 10, 20 et 30 jours à 8°C, c'est à dire un laps de temps insuffisant pour éliminer la diapause, sont placés à nouveau dans une étuve à 8°C après avoir subi un réchauffement à 20°C, puis à 30°C pendant 3 à 4 semaines.

Après un nouveau séjour à 8°C pendant 110 jours, les oeufs réchauffés éclosent. Le lot ayant séjourné primitivement 10 jours à 8°C fournit 57 % d'éclos ; le lot ayant subi 20 jours de froid en donne 76 % ; quant au dernier lot, il éclos à 81 %. On peut conclure que le séjour à 30°C, après un premier séjour au froid, a endommagé un certain nombre d'oeufs. Plus les oeufs ont été réchauffés précocement, plus la mortalité est grande. Les oeufs ayant subi 30 jours de froid ont survécu en plus grand nombre.

Enfin, une expérience ayant pour but d'apprécier la résistance des oeufs à l'action du froid prolongé a été réalisée. Une oothèque a été repiquée, selon la technique décrite plus haut ; les oeufs sont maintenus pendant près de 7 mois à 8°C puis réchauffés à 30°C ; tous ont éclos, ce qui traduit une excellente résistance au froid, qui est d'ailleurs encore plus grande. En effet, les oothèques peuvent être conservées au froid pendant 1 an, les éclosions sont tout à fait normales.

4°) ECLOSION ET VIE POST-EMBRYONNAIRE

Les oedipodes néonates ont 2 à 3 mm de long ; ils sont tous de couleur noire, quelles que soient la souche et la couleur d'origine des parents. Cette uniformité évoque la couleur sombre des larves de Schistocerca gregaria, obtenues par HUNTER-JONES (1958) à partir de parents groupés, aussi bien que la pigmentation noire des larves de Gryllus bimaculatus jusqu'au sixième stade, obtenues par FUZEAU-BRAESCH (1960), quel que soit, au contraire, le mode de vie des parents mais nulle expérience n'a encore été réalisée, qui permettrait d'interpréter cette coloration.

Les oedipodes passent par cinq stades larvaires. Les mues séparant ces différents stades ont lieu, dans les conditions où nous avons opéré, tous les 6 à 8 jours.

Les ptérothèques deviennent visibles aux stades 4 et 5. A la dernière mue, apparaît l'imago avec "élytres de la couleur du corps avec trois bandes transversales foncées, en général irrégulières et tachetées et ailes d'un bleu vif avec une bande noire arquée, large vers le bord antérieur, beaucoup plus étroite vers le bord interne ;

cette bande s'étend dans le champ antérieur, laissant une partie apicale transparente assez étendue" (CHOPARD, 1951). Une génération est ainsi obtenue en 40-45 jours.

Seule, une difficulté subsistait : la fragilité des deux premiers stades. Une forte hygrométrie (80%) et une courte photopériode (8h) entraînent une mortalité importante ; tandis qu'une photopériode de 15h. par jour (ce qui correspond aux conditions naturelles, mois de juin-juillet) ainsi qu'une hygrométrie de 30 % diminuent beaucoup la mortalité des premiers stades, à condition que les criquets aient à leur disposition une nourriture continuellement fraîche.

L'élevage est réalisé dans des cages ou "terrariums" mesurant 40 X 35 X 35 centimètres avec ampoule électrique intérieure (75 watts). Chaque cage est vitrée sur deux faces, le couvercle et les deux autres parois sont faits de grille métallique, permettant un indispensable renouvellement d'air. La température varie de 30-32°C pendant la période d'éclairement à 20°C pendant la période obscure (température de la pièce).

A partir du troisième stade larvaire, les oedipodes se maintiennent aisément en nombre, muent régulièrement et parviennent à l'état adulte.

CONCLUSIONS

L'élevage complet d'Oedipoda coerulescens L. est obtenu au laboratoire. EINSENTRAUT (1927), récoltant des larves des deux derniers âges dans la nature, avait obtenu des imagos, ce qui est incontestablement plus facile.

L'arrêt du développement observé chez les embryons d'Oedipoda coerulescens présente un très grand intérêt du point de vue de l'expérimentation. En effet, la diapause nous permet la conservation des oeufs à 8°C, l'échelonnement des éclosions tout au long de l'année ou même l'obtention de vastes populations à une date déterminée, choisie longtemps à l'avance.

Enfin, Oedipoda coerulescens est une espèce relativement xérophile (DREUX, 1962). L'élevage en est donc réalisable sans autre humidité ambiante que celle de la nourriture fraîche.

II - V A R I A T I O N S P I G M E N T A I R E S

=====

1°) DESCRIPTION DES VARIATIONS DANS LA NATURE - RAPPEL DES PRINCIPAUX FAITS CONNUS

Si de nombreux exemples d'homochromie peuvent être relevés parmi les Orthoptères, ce sont surtout les Orthoptères appartenant au genre Oedipoda et genres voisins qui ont attiré l'attention des biologistes.

Les premières observations sur ce sujet sont dues à BURR (1897). VOSSELER (1903), étudiant les Orthoptères de l'Algérie et de la Tunisie, cite le cas de plusieurs espèces de Sphingonotus et en particulier d'un Oedipodien voisin : Helioscirtus capsitanus. Ce dernier criquet habite la région du Laghouat dont le sol sablonneux est de couleur jaune ; aux endroits où le vent a enlevé le sable, des étendues de pierres de colorations très variables sont mises à nu. Or, tandis que les individus que l'on trouve sur le sable sont jaunes, ceux qui habitent les surfaces rocailleuses présentent des couleurs correspondantes à celles des pierres sur lesquelles ils reposent.

BRUNTZ (1906) étudiant Eremobia cisti, décrit deux variétés : noir cendre et rouge brique clair, chacune d'entre elles vivant sur un sol homochrome. Il ajoute qu'aussi bien les adultes que les nymphes présentent ce dimorphisme chromatique.

Les minutieuses recherches de POPOVICI-BAZNOSANU (1911) portent sur Oedipoda coerulescens de la vallée de la Jijia (Roumanie). Cinq variétés sont distinguées : des individus de couleur jaunâtre, d'autres à couleur de rouille, d'autres à couleur noirâtre, une variété à collerette jaune (le bord postérieur du pronotum est jaune clair) et enfin une variété à collerette de rouille (moitié postérieure du pronotum). En ce qui concerne la distribution topographique de ces variétés dans la région explorée, l'auteur constate que la variété jaunâtre se trouve sur les îlots jaunâtres et que la variété noirâtre vit à la

surface des îlots noirâtres.

PANTEL et de SINETY (1918) constatent que les Oedipoda de Gemert (Hollande) ont une teinte grise qui concorde avec celle du sol. Si un incendie local vient à noircir une certaine étendue de terrain, les Oedipoda que l'on rencontre là sont nettement noirs. Ces mêmes auteurs ont fait en Espagne des observations analogues sur des oedipodes vivant sur l'emplacement de meules de charbon de bois. Des Oedipoda coerulescens entièrement noirs ont été capturés par PENEAU (1919) sur des schistes houillers.

RABAUD (1923) a observé également avec beaucoup de soin l'homochromie chez Oedipoda coerulescens et Oedipoda miniata. Il capturait systématiquement les oedipodes rencontrés sur un substrat déterminé et les comparait à la fois entre eux et au substrat. Il observe que les individus capturés sur sol ferrugineux sont tous d'une teinte rougeâtre, sur des étendues recouvertes de galets grisâtres, ils ont une teinte générale claire grisâtre. Ces constatations concordent d'ailleurs avec celles de la plupart des auteurs. Parmi les travaux anciens, on peut citer ceux de SCHUSTER (1909) - CUENOT (1916) - SCHLEIP (1921) - POULTON (1926) - EISENTRAUT (1927) - VERRIER (1929) - FULTON (1929) - FAURE (1932) - PRIEBATSCH (1933) - SIMES (1933) - FABER (1937) - HERTZ et IMMS (1937) - ISELY (1938) - COTT (1940) - BOURLIERE (1942) - PAUTSCH (1949) - CHOPARD (1949). Plus récemment, on peut signaler les travaux d'ERGENE (1950-1957) - BURTT (1951) - RAMME (1951) - OKAY (1954) - GUILAROV (1959) - HIDAKA (1959-1961) - HINTON (1962) - HOCKING (1964).

En 1968, MARTY effectuant des recherches écologiques et biochimiques sur les Orthoptères des Pyrénées, cite les Oedipoda parmi les plus typiques des formes pyrénéennes homochromes. Il signale que dans les Pyrénées centrales, sur les schistes, la plupart des individus (O. germanica) sont de teinte gris clair à gris foncé, en fonction des biotopes. Dans la zone orientale des Pyrénées, il est assez fréquent de trouver des oedipodes (O. coerulescens) de teinte rougeâtre sur des sols argileux de couleur rouge.

2°) REPRODUCTION AU LABORATOIRE DES PHENOMENES D'HOMOCHROMIE

(LEVITA, 1963_b)

L'analyse expérimentale des variations de pigmentation en fonction de la coloration du substrat a été entreprise avec des animaux biologiquement contrôlés.

Les enceintes utilisées sont des terrariums munis d'un éclairage intérieur central (ampoule électrique de 75 watts). Les substrats colorés employés sont de deux types : naturels et artificiels. Comme sols naturels, on en a choisi quatre différemment colorés ; l'ardoise, un oxyde de fer rouge, un sable argineux jaune et le sable de Fontainebleau. Les substrats artificiels ont été obtenus en mélangeant à du plâtre de Paris des pigments à l'état pur, dans des proportions déterminées (oxyde de fer rouge, oxyde de fer jaune, bleu de Prusse).

La température à l'intérieur des différents terrariums varie de 30-32°C pendant la période d'éclairement (15 heures) à 20°C (température de la pièce) lors de la période obscure. L'intensité lumineuse (*) varie de 3000 lux près de l'ampoule électrique à 1 500 lux au pourtour du terrarium.

A) SUBSTRATS NATURELS

120 oedipodes nouveau-nés sont répartis en quatre lots égaux sur l'ardoise, l'oxyde de fer, le sable jaune et le sable de Fontainebleau.

Dans les quatre cas envisagés, dès le IIe stade, les larves prennent une coloration proche de celle du substrat. Les larves des IVe et Ve stades sont nettement homochromes. Après 32 jours de séjour sur ces différents sols, les imagos obtenus sont respectivement noirs sur ardoise, rouges sur oxyde de fer, jaunes sur sable jaune et gris sur sable de Fontainebleau. Il est à signaler, en outre, que mâles et femelles présentent des réponses pigmentaires identiques sur un même substrat.

(*) L'intensité lumineuse est mesurée à l'aide du Luxmètre-Compact CHAUVIN-ARNOUX.

B) SUBSTRATS ARTIFICIELS

Certains substrats présentent des teintes proches de celles des sols naturels ; ce sont l'oxyde de fer rouge (proche de l'oxyde de fer naturel) et l'oxyde de fer jaune (couleur voisine du sable jaune). Le plâtre pur se rapproche du sable de Fontainebleau. Seul, le bleu de Prusse (Outremer) diffère quelque peu de l'ardoise.

30 larves néonates sont groupées dans chaque terrarium au début de l'expérience.

Au bout de 32 jours d'expérimentation, on observe que les oedipodes se sont adaptés aux différentes couleurs proposées. Toutefois, l'ajustement de la couleur de l'animal avec celle du substrat est beaucoup plus net sur sols naturels que sur sols artificiels.

Il est probable que les oedipodes ne puissent prendre qu'un nombre limité de couleurs et que celles-ci ne correspondent qu'à des sols existant dans la nature.

CONCLUSIONS : La pigmentation d'Oedipoda coerulescens est bien en relation avec la coloration du substrat. Ce phénomène d'homochromie peut être aisément reproduit en laboratoire dans les conditions décrites.

3°) CODIFICATION DES DIFFERENTES COLORATIONS

Au début de nos recherches, nous ne disposions que d'atlas de couleurs pour apprécier les colorations des sols et des animaux. Cette méthode permet une comparaison visuelle de l'échantillon à examiner avec des couleurs étalonnées et définies. Cette analyse ne nous donnant pas pleine satisfaction, a par la suite été abandonnée au profit d'une méthode physique spectrophotométrique (cf. p. 41).

Nous avons utilisé le Code des couleurs de SEGUY (1936). Dans cet atlas, les différentes couleurs, réparties suivant l'ordre qu'elles occupent dans le spectre, sont exprimées sous forme de chiffres. A chaque sol utilisé, nous avons attribué un numéro de couleur précis et avons recherché la fréquence de ce numéro pour différentes régions du tégument de l'animal. Ainsi, selon la similitude ou non de ces chiffres, il a été possible d'évaluer les pourcentages

d'insectes homochromes pour ces régions. Un tel code nous a permis d'analyser les pigmentations de différentes populations (voir tableau II et figure 1).

	O E D I P O D E S							
SUBSTRATS	Tête	Pronotum	Pleurites thoraciques	Elytres		Fémur 3e p. pattes		
	I	II	III	IV		V		
				1	2	1	2	
ARDOISE Bl. 516	516	516	516	516	524	516	524	
OXYDE DE FER R. 117	117	117	117	117	134	117	134	
SABLE JAUNE J. 261	261	261	261	176	261	176	261	
SABLE DE FONTAINEBLEAU BV. 575	575	575	134	176	234	176	234	

T A B L E A U I I

Bl. 516	Noir
Bl. 524	Gris mauve
R. 117	Brun caroubier
O. 134	Gris noisette
J. 261	Vert bistré
O. 176	Terre d'ombre brûlée
BV. 575	Gris tourterelle
O. 234	Gris

Ce tableau où sont réunies les moyennes des relevés effectués sur des animaux élevés sur différents substrats colorés montre que toutes les régions du tégument de l'animal ne réagissent pas de la même façon. La tête, le pronotum et les pleurites thoraciques présentent une constante adaptation chromatique. Il est intéressant de noter que sur sols

de couleur sombre (oxyde de fer, ardoise) les bandes transversales (régions 1 sur la figure) sont de la couleur du substrat, tandis que sur des sols de teinte claire (sables), ces mêmes régions ne sont pas homochromes.

4°) CARACTERE ADAPTATIF DE L'HOMOCHROMIE

(LEVITA, 1963_b)

De nombreux auteurs, parmi lesquels VOSSELER (1903), POPOVICI-BAZNOZANU (1911), PANTEL et de SINETY (1918), KRAUSSE (1911) et RABAUD (1923) ont dégagé l'aspect sélectif de ce phénomène. N'est-il pas alors possible que la composition des génotypes des populations de différentes régions géographiques (à sols différemment colorés) soit effectivement modifiée et qu'ainsi les criquets colorés appartiennent à des races diverses ?

Nous avons expérimenté sur trois souches d'origine différente (Ile de Noirmoutier, Banyuls et Seyne les Alpes). Dans tous les cas, nous avons obtenu des insectes homochromes (sur oxyde de fer, ardoise, sable jaune et sable de Fontainebleau). Nous avons séparé dans chaque souche les individus issus des parents appartenant à chaque type pigmentaire (rouge, noir, jaune et gris). Les criquets nés de parents de couleur rouge peuvent s'adapter à n'importe quelle autre couleur (noir, jaune ou gris). Il en est de même pour ceux issus de parents de couleur noire, jaune ou grise.

Au niveau d'analyse où nous avons travaillé, on peut affirmer qu'il n'y a pas, chez Oedipoda coerulescens, de races géographiques correspondant à des génotypes différents mais une adaptation véritable.

5°) INFLUENCE DE L'ISOLEMENT SUR LA PIGMENTATION D'OEDIPODA

Il est connu que certaines espèces vivant groupées deviennent différentes des solitaires. A cet égard, il faut distinguer l'effet de masse de l'effet de groupe proprement dit (GRASSE¹, 1946, 1965). L'effet de masse résulte d'une modification physico-chimique du milieu liée à la cohabitation d'un grand nombre d'individus. Au

contraire, "l'effet de groupe, ainsi que l'a défini GRASSÉ (1946), est lié à la réception par l'individu de certains stimuli qui émanent de ses semblables", et peut se manifester alors que deux individus seulement sont en présence.

L'effet de groupe peut se manifester par des variations pigmentaires. Ainsi, chez Gryllus bimaculatus, FUZEAU-BRAESCH (1960) a montré que les grillons isolés sont en majorité de couleur noire tandis que les groupés montrent un éclaircissement jaune brun clair.

Nous avons recherché s'il existait un effet de groupe à manifestation pigmentaire chez Oedipoda coerulescens. A cet effet, trois substrats de couleurs différentes ont été utilisés : sable jaune, oxyde de fer et sable de Fontainebleau. L'élevage est réalisé dans des bocaux de verre dont le fond est recouvert des différents matériaux choisis. Des bocaux de 1 litre (entourés de papier cristal) sont utilisés dans le cas de criquets isolés. Pour les criquets élevés en groupe (n=30) pris comme témoins, les bocaux ont une contenance de 10 litres.

Les conditions de vie choisies sont telles que la lumière et la température ne constituent pas des facteurs limitants.

Les différents bocaux sont éclairés par la lumière du jour (jours longs : 15 heures). L'intensité lumineuse à l'intérieur des différentes enceintes est égale à 300 lux. Une rampe d'ampoules à filament de carbone (40 watts) réglée sur la photopériode naturelle fait varier la température de 35°C le jour à 20°C (température de la pièce) pendant la nuit.

Des oedipodes nouveau-nés issus de la même génération sont mis en expérience dans les différents cas. Au bout de 30 jours, les imagos isolés sont comparés aux imagos élevés en groupe dans les mêmes conditions. Dans les trois lots mis en expérience, aucune différence significative de couleur entre animaux groupés pris comme témoins et les isolés n'est à noter.

Ainsi, s'il existe un effet de groupe chez Oedipoda coerulescens, sa manifestation ne se situe pas au niveau de l'homochromie.

III - LOCALISATION DES PIGMENTS ET MECANIS- =====

ME PIGMENTAIRE DE L'HOMOCHROMIE

=====

(LEVITA, 1966_a)

Le matériel le plus favorable pour l'étude morphologique des différents types de coloration s'est avéré être le fémur de la patte postérieure. Celui-ci, de la couleur du corps de l'animal, présente sur la face latérale externe, deux bandes transversales foncées, plus ou moins marquées, en général, irrégulières. Il est intéressant de noter que sur les sols sombres (oxyde de fer, ardoise), les bandes sont de la couleur du substrat, tandis que sur des sols de teinte claire (argile, sable), ces mêmes régions ne sont pas homochromes.

TECHNIQUES - La localisation des pigments a été déterminée sur des coupes à congélation, non colorées et d'une épaisseur de 10 à 15 μ . Ces coupes, réalisées au moyen d'un cryostat, sont fixées au formol 10 % pendant 10 minutes environ. Elles sont ensuite lavées à l'eau distillée et montées directement dans l'Aquamount, sans déshydratation.

L'étude histologique du tégument a été complétée à l'aide de dissections fines. Le fémur est incisé longitudinalement. Les muscles fixés vers l'extérieur sur la cuticule et intérieurement sur un apodème médian sont prélevés, mettant ainsi à découvert l'hypoderme sous-jacent.

RESULTATS -

1°) Dans les quatre cas étudiés : rouge, noir, gris et jaune, les granules pigmentaires sont localisés dans l'hypoderme. Ces granules sont de deux types : les uns sont rouges brun et les autres jaunes.

2°) La densité des granules varie selon le type pigmentaire. Leur répartition relative en peut être résumée dans le tableau III :

Répartition interne et densité pigmentaire (*)		Coloration externe du tégument			
		Rouge	Noir	Gris	Jaune
Cuticule (taches mélaniques)		++	++	+	+
Hypo- derme	Granules rouges brun dans zones sombres	+++++	+++++++	+++	+
	Granules rouges brun dans zones claires	++	++	+	+
	Granules jaunes	+	+	+	++++

T A B L E A U I I I

(*) Appréciation visuelle de la densité relative des granules rouges brun et jaunes exprimée sous forme de croix.

Les dissections de fémurs permettent d'observer dans l'hypoderme différentes zones en fonction de la répartition des granules. Si l'on élimine l'hypoderme, il subsiste la partie externe du tégument, la cuticule, parsemée de taches mélaniques.

Les granules rouges brun sont très abondants dans l'hypoderme des criquets du type noir et rouge, tandis qu'ils sont plus clairsemés chez les individus gris et jaunes. Les zones sombres correspondent aux bandes transversales externes.

Le changement de couleur tégumentaire résulte principalement de variations dans la densité des granules rouges brun.

Les types rouge et noir sont très proches du point de vue de la densité pigmentaire. On observe que les criquets sont homochromes sur leurs substrats respectifs, alors qu'observés côte à côte sur un fond blanc, ils sont peu discernables : la lumière réfléchiée par le substrat

participe à l'impression d'homochromie que perçoit notre oeil.

Le type gris est caractérisé par une faible densité pigmentaire générale, permettant de percevoir les muscles sous-jacents à travers la cuticule transparente.

Les criquets de couleur jaune sont caractérisés par l'abondance de granules jaunes et la disparition presque générale des granules sombres.

On peut noter, en outre, que la densité des taches mélaniques est plus importante dans la cuticule des animaux sombres (rouge et noir) que dans celle des individus clairs (gris et jaune), sans y jouer cependant un rôle visible important.

Ainsi, les oedipodes réalisent l'adaptation chromatique de leur tégument au moyen seulement de deux types de granules pigmentaires rouges brun et jaunes, ce qui permet de comprendre les limites de l'homochromie : en effet, ces insectes sont incapables de prendre des colorations vertes ou bleues.

* * *

DEUXIEME CHAPITRE

ANALYSE BIOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DES VARIATIONS PIGMENTAIRES

I - E T U D E D U R O L E D E D I F F E R E N T S F A C T E U R S =====

E X T E R N E S =====

1°) TEMPERATURE

Les sols colorés chauffés absorbent certaines radiations lumineuses et émettent un rayonnement diffus de longueur d'onde défini. En outre, ils sont caractérisés par l'émission d'un rayonnement calorifique, différant selon la couleur.

Le relevé des températures ponctuelles effectué à l'aide d'un thermomètre électronique de haute précision (Ionotherm) à la surface de deux sols chauffés à la lumière donne des résultats différents. Par exemple, la température relevée à la surface de l'oxyde de fer est de 30°C, tandis que celle mesurée à la surface du sable jaune est plus élevée, soit 35°C-36°C.

Afin de déterminer si les différences de température permettent d'expliquer les différences de couleur des oedipodes, on a réalisé l'expérience suivante à l'obscurité complète.

Des oedipodes nouveau-nés sont répartis dans quatre terrariums (n=20 dans chaque enceinte) recouverts du même substrat : le sable jaune. Chaque terrarium est chauffé par des résistances électriques réglées à des températures distinctes soient 27°C-28°C-30°C et 34°C (ces températures sont maintenues pendant 15 heures par jour). L'obscurité complète est maintenue durant toute l'expérience (la nourriture est également fournie à l'obscurité). Les criquets croissent normalement à 28°C-30°C et 34°C. Seuls, ceux élevés à 27°C ont leur croissance ralentie (un stade de décalage).

Les imagos obtenus dans les conditions décrites ne présentent entre eux aucune différence de couleur : ils sont tous de couleur jaune. On peut donc écarter comme facteur externe possible jouant un rôle dans l'adaptation chromatique : la température à la surface du sol.

2°) IRRADIATION LUMINEUSE (LEVITA, 1966_b)

Comme précédemment, les expériences sont réalisées à l'obscurité totale (chambre noire). Les oedipodes nouveau-nés sont mis dans cinq

terrariums à raison de 30 par enceinte. Le fond de chaque terrarium est recouvert de roches, minéraux ou sables diversement colorés (ardoise, argile grise, oxyde de fer, sable de Fontainebleau et sable argileux jaune). Afin de conduire l'élevage dans de bonnes conditions, il est indispensable de chauffer les sols. Des résistances électriques placées sous chaque cage et réglées convenablement maintiennent la température des différents sols à 30°C pendant 15 heures par jour. Cette température de 30°C choisie correspond à celle maintenue dans les conditions normales d'élevage et d'éclairement.

Des prélèvements d'animaux à différents stades du cycle sont effectués. On constate alors que dans tous les cas envisagés, les larves (IIe à Ve stade) ainsi que les imagos sont à 100 % de couleur jaune. Les témoins élevés parallèlement sur les mêmes sols éclairés présentent respectivement des colorations homochromes.

Cette expérience met en évidence le rôle primordial de l'irradiation lumineuse dans la réalisation de l'homochromie.

3°) ETUDE DE L'INFLUENCE DE LA LONGUEUR D'ONDE DE LA LUMIERE INCIDENTE ET REFLECHIE.

A) PROBLEMES TECHNIQUES

Nous avons été conduits à aborder ces problèmes pour différentes raisons :

a) Intensité lumineuse

Les terrariums dans lesquels sont réalisées les différentes expériences sont situés dans une pièce du laboratoire éclairée par la lumière du jour. Par conséquent, les oedipodes bénéficient à la fois de la lumière émise par la lampe à incandescence (75 watts) (cf. courbe d'émission, fig. 2) au centre du terrarium et de la lumière naturelle (fenêtres). On a constaté le phénomène suivant : les réponses homochromes des criquets sont beaucoup plus nettes aux mois de Mai-Juin (jours longs et lumière intense) qu'en Novembre-Décembre (jours courts et lumière faible).

Il nous a donc paru nécessaire de standardiser la lumière artificielle tout au long de l'année. En outre, des mesures quantita-

tives effectuées au moyen du luxmètre permettent de mesurer et de contrôler l'intensité lumineuse.

b) Qualité de la lumière

Une analyse préliminaire relative à l'étude de l'influence de la lumière incidente au moyen de filtres colorés (bleu, vert, jaune et rouge) interposés entre la source lumineuse et les animaux élevés sur un même substrat (sable de Fontainebleau) nous a permis en première approximation de confirmer la nécessité d'une lumière incidente différente de la lumière réfléchie par le substrat pour qu'il y ait ajustement de la coloration de l'animal avec la couleur du milieu. Il importait alors d'utiliser une lumière définie proche de la lumière du jour.

c) Solution adoptée

Le mot "lumière", au sens large, englobe tous les phénomènes ondulatoires, donc périodiques. On peut y inclure aussi bien les ondes de grandes longueurs d'onde (radioélectriques) que les ondes moyennes (lumière visible) et courtes (rayons X et rayons cosmiques).

Si l'on examine la répartition des ondes lumineuses en fonction de leur longueur d'onde ou de leur fréquence, on constate que ce qui est appelé communément lumière, ne couvre qu'une faible partie du spectre total des fréquences.

Nous conviendrons d'entendre par lumière, l'ensemble des radiations allant de 1 000 Å dans l'Ultra-Violet à 30.000 - 40.000 Å dans l'infra-rouge.

Il nous fallait donc envisager des sources lumineuses couvrant la partie visible du spectre (4000 à 7500 Å) ainsi que les régions des rayonnements Infra-rouge (8000 à 28.000 Å) et Ultra-violet (3000 à 4000 Å). Un équilibre entre la partie chaude et froide du spectre devait être respecté pour reconstituer la lumière du jour.

Or, un seul type de lampes n'est pas suffisant ; il était donc nécessaire d'en utiliser plusieurs pour obtenir un tel spectre. Ajoutons encore que la nécessité de travailler sur un grand nombre d'animaux exige l'illumination homogène d'une surface d'au moins 1m² à 1,5 m², ce qui entraîne l'utilisation d'un système assez puissant (nombre élevé de lampes - ventilation et éclairage photopériodique).

La reproduction d'une lumière du jour équilibrée a déjà été réalisée pour l'éclairage des plantes dans des laboratoires de Biologie végétale (Phytotron à Gif/Yvette).

Après avoir effectué de nombreux essais avec différents dispositifs mis au point dans ce domaine, nous avons réalisé le montage d'un système d'irradiation ou Bloc lumineux, reproduisant la lumière du jour. En effet, les différents types de lampes utilisés permettent d'obtenir un spectre allant de l'Ultra-violet ($2500 \text{ \AA}$) à l'Infra-rouge ($30.000 \text{ \AA}$).

Ce sont : - 15 lampes fluorescentes (Atlas, 65 watts, type Daylight) ayant une forte émission dans la région des courtes longueurs d'onde du spectre (figure 2).

- 5 rampes de 50 lampes à incandescence spéciale, modèle réduit (15 watts), montées en série, sous voltées, ce qui les fait rayonner principalement dans la zone des grandes longueurs d'onde du spectre.

et 3 lampes germicides rayonnant dans l'Ultra-violet à partir de $2500 \text{ \AA}$ (la coupure des U.V. inférieurs est faite par des filtres de verre dont l'absorption a été mesurée).

B) ETUDE EXPERIMENTALE

Trois principaux types d'expériences ont été réalisés afin d'analyser l'influence de lumières colorées seules, des substrats colorés et les interactions entre lumière incidente (blanche et colorée) et lumière réfléchiée par le substrat.

Dans tous les cas, les criquets sont élevés dans des enceintes spéciales : boîtes (10X10X10 cm) recouvertes intérieurement de formica blanc (couleur neutre). Deux des parois, percées de trous, assurent le renouvellement d'air indispensable. Les deux autres, amovibles, sont constituées, selon l'expérience, de verres colorés, de verres dépolis, etc... Une fenêtre aménagée permet d'introduire la cellule photoélectrique du luxmètre ainsi que la sonde du thermomètre électronique. Les conditions d'élevage peuvent être ainsi rigoureusement contrôlées et standardisées. Ces différentes enceintes sont placées elles-mêmes sous le Bloc lumineux précédemment décrit.

a) Influence de la lumière incidente colorée

On interpose des verres colorés (*) BLEU, VERT, JAUNE et ROUGE (Cf. Courbes de transmission, figure 3) entre la source lumineuse et l'animal. Le substrat est constitué par un verre dépoli (couleur neutre).

Les résultats sont consignés dans le tableau IV.

Couleur des Oedipodes					Intensités lumineuses en lux utilisées	Tempé- ratures
Verres colorés lumières inci- dentes colorées	Jaune	Jaune gris	Gris clair			
BLEU	45 %	10 %	45 %		5100, 4900 4200, 3400	27,5°C
VERT	80 %	20 %			3500, 3050 2600, 2100 1850	27°C
JAUNE	60 %	40 %			5000, 4800, 4400 4200, 3700	27°C
ROUGE	70 %	30 %			400, 270 260, 225	27°C

T A B L E A U IV

LOTS TEMOINS : en lumière blanche (Quartz) 6000 lux et 26°C

- sur verre dépoli 100 % gris (cf. sable de Fontainebleau)
- sur oxyde de fer 100 % rouge
- sur sable jaune 100 % jaune

(*) J'adresse mes remerciements à Monsieur TAN, Maître de Recherche au C.N.R.S., (Phytotron à Gif/Yvette) qui a réalisé ces courbes.

On constate que la lumière colorée n'agit pas sur la pigmentation des oedipodes. Les adultes obtenus sont en majorité de couleur jaune, jaune gris (couleur de base). Seule, la portion froide du spectre lumineux (bleu, courtes longueurs d'onde) déterminerait une coloration claire (45%). On obtient, de même, des oedipodes gris clair si l'élevage est réalisé sur sable de Fontainebleau avec un éclairage bleu (tube fluorescent, type lumière du jour).

L'influence de l'intensité lumineuse est à écarter (cf. résultats sous verres colorés jaune et rouge).

b) Influence du substrat

Dans cette expérience, on supprime la lumière incidente. Les oedipodes sont élevés sur les verres colorés éclairés par réflexion (miroirs) par la source lumineuse : lumière diffusante par le sol (éclairage inférieur).

On a rassemblé les résultats dans le tableau V.

Couleur des Oedipodes					
Verres colorés = Substrats	Jaune	Jaune gris	Intensités lumineuses en lux	Tempéra- tures	
BLEU	100 %		1100	26°C	
VERT	100 %		800	25°C	
JAUNE	100 %		1400-1500	25°C	
ROUGE	45 %	55 %	80-100	25°C	

T A B L E A U V

En l'absence de lumière incidente, les oedipodes élevés sur les différents verres colorés sont tous de couleur jaune et jaune gris.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus à l'obscurité.

Donc, si on remplace le substrat naturel par un verre coloré, ce dernier, en l'absence de lumière (source supérieure), ne détermine pas de changements de couleur de l'animal.

Il est évident que le phénomène d'adaptation chromatique ne se produit que si le substrat est éclairé. Aussi, avons-nous cherché à analyser l'influence des lumières normale et colorée sur différents types de substrats (verres colorés et substrats naturels).

c) Interactions entre lumière et substrat

1) lumière incidente blanche

. substrats = verres colorés

Dans ce cas, on interpose entre la source lumineuse et l'animal soit du quartz qui transmet intégralement les radiations du spectre lumineux soit du verre (3mm d'épaisseur) qui ne laisse passer que 75 % des radiations dans le visible.

Les résultats sont réunis dans le tableau VI.

On n'observe pas de différences significatives dans les cas 1° et 2°. La majorité des oedipodes élevés sur verres colorés est jaune. La coloration jaune orangé est particulièrement intéressante, car elle est apparue pour la première fois.

Verres colorés substrats Lum. incidente	Témoin : Verre dépoli	BLEU	VERT	JAUNE	ROUGE
1°	75% Jaune	75% Jaune		60% Jaune	50% Jaune
QUARTZ	25% Jaune orangé	25% Jaune orangé	100% Jaune orangé	40% Jaune orangé	50% Jaune orangé
2°	100% Jaune	100% Jaune	50% Jaune	50% Jaune	100% Jaune
VERRE			50% Jaune orangé	50% Jaune orangé	orangé

T A B L E A U VI

β) lumière incidente colorée

= substrats : verres colorés

Dans ce cas, les oedipodes sont élevés dans une ambiance lumineuse bleue, verte, jaune et rouge. On n'a envisagé que le cas où il y a correspondance entre la couleur de la lumière incidente et le verre coloré qui sert de sol (ex. BLEU/BLEU). Dans ces conditions, les oedipodes présentent des colorations : jaune et jaune orangé semblables à celles qu'ils acquièrent sur verres colorés et avec une lumière incidente blanche:

BLEU/BLEU	75% Jaune	et 25% Jaune orangé
VERT/VERT	75% Jaune	et 25% Jaune orangé
JAUNE/JAUNE	100% Jaune	
ROUGE/ROUGE	75% Jaune	et 25% Jaune orangé

= substrats : sols naturels colorés.

Dans les expériences préliminaires où nous avons pu reproduire au laboratoire le phénomène d'homochromie, les substrats naturels utilisés étaient éclairés par une ampoule de 75 watts. Nous avons tenté d'analyser l'influence de différentes lumières colorées sur différents substrats naturels.

L'ensemble des résultats est consigné dans le tableau VII.

Ces résultats permettent de tirer les conclusions suivantes :

- Les colorations des oedipodes sont sensiblement les mêmes en lumière blanche (4500°K) et en lumière bleue (10.000°K).

pensable de faire à nouveau cette expérience, dans des conditions quelque peu différentes, en choisissant l'un des sols "sombres" (ardoise) éclairé par des lumières colorées émises par des lampes spéciales (cf. IIe partie p.52).

Ces différentes expériences permettent de mettre en évidence la nécessité d'une lumière incidente différente de la lumière réfléchie par le substrat pour qu'il y ait ajustement de la couleur de l'animal avec son milieu.

II - P H O T O R E C E P T I O N

=====

Un point important restait à élucider : comment la lumière exerce-t-elle son action ? En raison des connaissances acquises sur divers Vertébrés et Crustacés, il était naturel de penser à des excitations passant par les yeux. Pour vérifier l'hypothèse, nous avons verni les yeux composés des oedipodes. Nous avons recherché également s'il existait une photoréception en dehors de la vision (vernissage des ocelles et de différentes parties du tégument).

MATERIEL ET METHODES

Le vernissage des yeux composés, ocelles, et différentes régions du corps de l'animal (pronotum, fémur) est réalisé à l'aide d'un vernis noir à l'alcool (COPAL), parfaitement opaque aux radiations du spectre visible. Le vernis est appliqué au moyen d'un cheveu fixé sur un mandrin pour les larves des quatre premiers stades et d'un pinceau à poils fins pour les deux derniers stades.

L'opération se fait sous la loupe binoculaire. Le vernis ne doit pas recouvrir les organes sensoriels adjacents (les antennes, notamment). L'intégrité de la couche de vernis est vérifiée quotidiennement.

1°) VERNISSAGE DES YEUX COMPOSES (LEVITA, 1966_b)

Dans cette expérience, le vernis ne recouvre pas les ocelles. Le vernissage est pratiqué sur des oedipodes nouveau-nés élevés sur cinq substrats différemment colorés : sable jaune - oxyde de fer - sable de

Fontainebleau = ardoise et argile grise.

175 animaux néonates répartis en cinq lots à raison de 35 individus par terrarium sont opérés. Des lots semblables d'animaux "normaux" (yeux intacts) sont élevés parallèlement et constituent les témoins.

On vérifie quotidiennement que le vernis recouvre bien toute la surface des ommatidies. A chaque mue, les yeux sont vernis à nouveau. Il est important de signaler que le mode opératoire adopté ne provoque aucun trouble chez les oedipodes. Les criquets aveuglés s'alimentent aussi bien que les témoins. L'expérience est poursuivie jusqu'à ce que les animaux aient effectué la mue imaginale.

Il est remarquable de noter que la réponse pigmentaire des oedipodes est identique sur les divers substrats : dès le II^e stade larvaire, les sujets aveuglés deviennent insensibles à la couleur du sol et prennent une couleur jaune, particulièrement nette chez les larves des deux derniers stades et chez les imagos. Les lots témoins d'oedipodes "normaux" présentent respectivement des colorations homochromes.

Le vernissage des yeux composés supprime la capacité d'adaptation à la couleur du sol. Ces résultats sont à rapprocher de ceux déjà obtenus sur le criquet migrateur par ALBRECHT (1965) et sur diverses Piérides (HIDAKA, 1959 - OHTAKI, 1960 - OKAMOTO, 1960).

PROBLEME DES MUES :

Au cours de l'expérience, il peut arriver que des larves muent et que leurs yeux ne soient pas revernis immédiatement après l'exuviation. Afin de savoir si le fait pour une larve d'avoir été irradiée par quelques photons pendant quelques heures après le rejet de l'exuvie est suffisant pour que l'adaptation chromatique se réalise, on a fait l'expérience suivante.

Le vernissage des yeux est pratiqué sur des oedipodes nouveau-nés élevés sur un substrat rouge : l'oxyde de fer. Un premier lot est constitué par 30 larves effectuant leur mue sur leur propre substrat. Un deuxième lot comprend un nombre identique de larves que l'on transfère 24 heures avant l'exuviation sur du sable de Fontainebleau où

s'effectuera la mue. Cette opération est renouvelée à chaque stade larvaire.

Les réponses chromatiques des oedipodes ayant effectué leur mue sur l'oxyde de fer ou sur le sable de Fontainebleau sont identiques ; dans les deux cas, ils sont de couleur jaune. Cela nous permet de penser que les larves ne seraient pas sensibles à la couleur du substrat au moment de la mue.

Le phénomène d'adaptation ou de non adaptation (dans le cas où les yeux sont vernis) se situe donc vraisemblablement au cours de l'intermue.

CONCLUSIONS :

Le vernissage des yeux composés supprime l'adaptation chromatique : la vision intervient donc dans le mécanisme de l'homochromie.

La couleur jaune qui apparaît aussi bien chez les criquets aveuglés que chez ceux élevés à l'obscurité complète, semble être la "couleur de base".

En outre, il est curieux de constater l'apparition d'une même couleur jaune à la fois chez les oedipodes élevés à la lumière sur un substrat jaune et chez ceux maintenus à l'obscurité ou aveuglés. Des recherches concernant l'analyse de la sensibilité spectrale de l'oeil d'oedipodes de différentes couleurs ont été effectuées par M. MONTEL (1968). Les rétinogrammes établissent les réponses de l'oeil de l'insecte aux différentes longueurs d'onde, en particulier, dans la région jaune du spectre (voir p.35).

2°) MISE EN EVIDENCE DU ROLE PRIMORDIAL DES YEUX COMPOSES DANS LE PHENOMENE D'ADAPTATION CHROMATIQUE.

A) Il était important de définir le rôle joué par les ocelles dans le phénomène d'adaptation. Par ailleurs, il était nécessaire de savoir si l'intégrité de la vision est indispensable à la réalisation de l'homochromie.

A cet effet, 50 larves de Ve stade de couleur jaune (élevées

sur sable jaune) sont réparties en 5 lots égaux et transférées sur oxyde de fer :

- 1er lot : vernissage des yeux composés ;
- 2ème lot : vernissage de la moitié supérieure des yeux ;
- 3ème lot : vernissage de la moitié inférieure des yeux ;
- 4ème lot : vernissage des ocelles (au nombre de trois) ;
- 5ème lot : témoins.

Au bout de huit jours, les larves effectuent leur mue imaginale. Le vernissage est à nouveau réalisé sur les imagos dans les différents cas.

Après quatorze jours de séjour sur le substrat rouge, on note que les témoins ont pris une couleur rouge caractéristique. Les criquets complètement aveuglés sont demeurés jaunes. Les animaux ayant conservé une partie de la vision (moitiés supérieure ou inférieure des yeux vernies) se sont adaptés, dans les deux cas, à la couleur rouge du substrat. Enfin, le vernissage des ocelles n'empêche, en aucune façon, la réalisation de l'adaptation chromatique.

On peut conclure que seuls les yeux composés interviennent dans l'adaptation, à l'exclusion des ocelles. L'influence de la lumière s'exerce sur le criquet par l'intermédiaire des yeux aussi bien chez les larves que chez les imagos. Les yeux transmettent vraisemblablement les excitations aux centres nerveux tandis que les ocelles n'interviennent pas comme voie de transmission. On peut, en outre, noter que l'intégrité de la vision n'est pas indispensable à la réalisation du phénomène.

B) Dans l'expérience précédente, les oedipodes jaunes ont la possibilité de s'adapter à la couleur rouge du substrat dans les conditions définies plus haut.

Nous avons réalisé une autre expérience à partir de larves de Ve stade et d'imagos de couleur rouge élevés depuis la naissance sur oxyde de fer :

a) 15 larves de Ve stade rouges sont transférées sur du sable jaune. Au bout de 35 jours de séjour, les imagos obtenus sont

toutes de couleur jaune. Parallèlement, 15 larves de Ve stade rouges maintenues sur oxyde de fer mais avec les yeux vernis perdent leur couleur rouge et donnent des imagos de couleur jaune au bout du même laps de temps (35j.).

b) On vernit les yeux de 20 imagos rouges répartis en 2 lots : 10 sont laissés sur leur substrat rouge d'origine et 10 sont transplantés sur sable jaune. Dans les deux cas, les animaux deviennent jaunes au bout de 35 jours.

Cette expérience démontre que les oedipodes s'adaptent à la couleur du nouveau substrat à un stade quelconque de la vie larvaire à condition qu'ils perçoivent la couleur de ce substrat. En outre, la pigmentation acquise par les imagos disparaît si on supprime la vision et devient tout à fait comparable à celle des criquets aveuglés durant leur vie entière ou de ceux élevés à l'obscurité complète.

Les expériences A et B montrent, en outre, les possibilités de changement de couleur des larves de Ve stade et des imagos (aussi bien dans le sens jaune-rouge que rouge-jaune).

A la suite de ces premiers résultats obtenus, nous avons étudié systématiquement les possibilités de variations pigmentaires de l'imago.

3°) CHANGEMENTS DE COULEUR DE L'IMAGO

Les expériences ont porté sur des imagos obtenus dans différentes conditions.

1er Cas - 40 imagos aveuglés durant toute la vie larvaire (couleur jaune de base).

20 sont transférés sur oxyde de fer et 20 sur ardoise (les yeux sont laissés intacts après la mue imaginale).

Dans les deux cas, les imagos acquièrent respectivement la couleur du substrat après 10-15 jours de séjour. En effectuant des relevés quotidiens de couleur, on observe que le passage de la couleur jaune de base aux couleurs rouge ou noire se fait progressivement.

2ème cas - 30 imagos élevés à l'obscurité complète, pendant tout le cycle de vie (couleur jaune de base) et transférés sur oxyde de fer deviennent rouges après 10-15 jours de séjour.

3ème cas - 30 animaux élevés sur sable de Fontainebleau depuis la naissance et transplantés, après la mue imaginale, sur oxyde de fer acquièrent une couleur rouge remarquable après 5 jours seulement de séjour. Ces animaux peuvent s'éclaircir à nouveau si on les replace sur le sol d'origine.

Dans les trois cas envisagés, il y a un passage progressif d'une couleur claire à une couleur plus sombre. Les changements sont réversibles.

4ème cas - 30 imagos de couleur noire (élevés sur ardoise) deviennent rouges après un séjour de 10 jours environ sur oxyde de fer. Il y a donc passage d'une couleur sombre à une autre couleur sombre.

5ème cas - Des imagos de couleur noire ont pu être éclaircis sur des sols de couleur claire : sable jaune et argile grise. Cette expérience est tout particulièrement intéressante, elle montre la possibilité de passage d'une couleur sombre à une couleur claire : elle infirme les observations d'ERGENE (1953) selon lesquelles la livrée noire est définitive chez Oedipoda.

4°) VERNISSAGE DE DIFFERENTES REGIONS TEGUMENTAIRES

Les expériences réalisées par PASSAMA-VUILLAUME sur Mantis religiosa (1967) ont mis en évidence une action directe de l'irradiation lumineuse sur le tégument. Il nous a semblé indispensable de vérifier s'il n'y avait pas également une action directe de la lumière sur le tégument d'Oedipoda. A cet effet, nous avons recherché s'il existait une photoréception en dehors de la vision déjà mise en évidence.

Il est important de signaler que le vernissage des régions choisies : pronotum et fémur de la patte postérieure n'a perturbé en

aucune façon ni le comportement ni le métabolisme général de l'insecte.

Le vernissage de ces différentes régions tégumentaires, réalisé dès l'éclosion, est renouvelé à chaque mue. L'analyse de la pigmentation est faite après la mue imaginale. Nous avons choisi un cas : l'homochromie sur fond noir (ardoise). Les résultats obtenus sont rassemblés dans le tableau VIII.

PIGMENTATION	TEMOINS	PRONOTUM VERNI	FEMUR VERNI
NOIRE	27 ♂ 18 ♀ — 45	16 ♂ 24 ♀ — 40	14 ♂ 23 ♀ — 37
GRISE	3 ♂ 4 ♀ — 7	3 ♂ 5 ♀ — 8	2 ♂ 5 ♀ — 7
TOTAL	52	48	44

T A B L E A U VIII

Le vernissage du pronotum ou du fémur de la patte postérieure est sans effet sur la pigmentation soit locale (partie non exposée aux radiations lumineuses) soit générale (totalité de la surface corporelle). Un faible pourcentage d'individus apparaît de couleur plus claire ; on peut le considérer comme non significatif, puisqu'on le retrouve aussi bien dans le cas normal d'adaptation chez les témoins. Alors que chez Mantis religiosa, la photoréception atteint toutes les cellules tégumentaires de l'animal, elle ne se situe chez Oedipoda qu'au niveau des yeux composés (cf. partie chimique p. 61).

5°) ETUDE DES REPONSES ELECTRORETINOGRAPHIQUES DES OEDIPODES A
DES STIMULATIONS DE LONGUEURS D'ONDE ET D'INTENSITES VARIEES
(MONTEL, 1968)

Depuis la mise en évidence de la vision des couleurs chez l'abeille par VON FRISCH (1915), un grand nombre de travaux a été effectué dans ce domaine durant ces dernières années.

Les premières méthodes expérimentales permirent une investigation générale de la réponse de l'insecte à une stimulation par des objets colorés ou par une lumière monochromatique (expériences de comportement) cf. WEISS (1941, 1942 et 1943) - GUI et al (1942) - NOLTE (1959).

Ces méthodes ont été remplacées progressivement par des procédés électrophysiologiques plus précis. Parmi les travaux sur l'électrorétinographie d'insectes, on peut citer ceux effectués par AUTRUM et al (1953) - WALTHER (1958) - BERNHARD et al (1960) - BYZOV et al (1963) - DETHIER (1963) - GOLDSMITH (1964) - BURKHARDT (1964) - RUCK (1965) - BENNETT (1967) et TUNSTALL et al (1967).

Les recherches de MONTEL (1964, 1967), sur l'électrorétinographie d'insectes s'insèrent à la suite des travaux effectués dans cette voie par ces différents auteurs.

MONTEL a étudié les variations des potentiels électriques de l'ensemble des éléments de l'oeil sur l'animal vivant (Locusta migratoria et Schistocerca gregaria) en fonction de stimulations lumineuses d'intensités et de longueurs d'onde variées. Il en concluait qu'il y avait vraisemblablement deux régimes de fonctionnement de l'oeil, l'un à basse intensité et l'autre à haute intensité, la sensibilité étant maximale dans le vert et décroissant progressivement du bleu au rouge. Cet auteur a bien voulu appliquer la même technique sur l'oeil d'Oedipoda en utilisant le dispositif expérimental mis au point. Ce dernier se compose d'un stimulateur optique et d'un ensemble de détection, d'amplification et d'enregistrement de la réponse oculaire.

Nous voulions savoir si aux différentes réponses homochromes d'Oedipoda correspondaient des sensibilités chromatiques différentes.

Les réponses électrorétinographiques de 48 oedipodes (15 rouges,

13 jaunes, 13 noirs et 7 gris) ont été étudiées pour 16 longueurs d'onde : $4000 \text{ \AA}$ à $7500 \text{ \AA}$ (filtres colorés) et 3 intensités (filtres neutres : W_0 ($I=I_0$), W_1 ($I=I_0/10$) et W_2 ($I=I_0/100$), en faisant varier les longueurs d'onde d'abord dans le sens des valeurs croissantes puis dans le sens des valeurs décroissantes.

Si l'on compare l'amplitude de réponses des oedipodes de différentes couleurs (courbes de sensibilité), on constate que les sensibilités décroissent pour un même stimulus du lot jaune au lot rouge en passant par les oedipodes noirs. Les oedipodes gris s'intercalent entre les jaunes et les noirs et se rapprochent plutôt des noirs (figure 4).

L'homogénéité des amplitudes (réponses en mV) indique l'aptitude d'un lot à donner toujours la même amplitude de réponse à un stimulus donné. La moyenne des écarts donne :

$$R = 0,182 \text{ mV}$$

$$G = 0,237 \text{ mV}$$

$$N = 0,254 \text{ mV}$$

$$J = 0,486 \text{ mV}$$

Le lot le plus homogène est donc le rouge, puis viennent le gris, le noir et le jaune.

Les histogrammes (figure 5) permettent de comparer les quatre courbes de sensibilité spectrale. Ils sont obtenus en portant en ordonnée, pour chaque filtre, le nombre de maximums présentés par tous les individus de la même couleur.

Les oedipodes noirs ont un fort maximum à $5250 \text{ \AA}$ (filtre 7) et un plus faible à $4255 \text{ \AA}$ (filtre 3).

Les oedipodes rouges et gris ont sensiblement le même histogramme avec un fort maximum étalé de $5250 \text{ \AA}$ et $5495 \text{ \AA}$ (filtre 8) et un autre à $4255 \text{ \AA}$.

Les oedipodes jaunes ont eux un maximum très étalé de $4990 \text{ \AA}$ (filtre 6) à $5800 \text{ \AA}$ (filtre 9), un autre à $6230 \text{ \AA}$ (filtre 11) et un plus faible à $4255 \text{ \AA}$. Cet histogramme est donc nettement différent des trois autres.

La comparaison des courbes ramenées à la même échelle confirme l'étalement de la réponse jaune quelle que soit l'intensité.

Les autres courbes sont très voisines et pratiquement confondues de 5495 Å à 7500 Å (filtre 16). Au dessous de 5495 Å, la réponse noire est, en moyenne, plus faible que la réponse rouge. La réponse grise, voisine du rouge à forte intensité, est intermédiaire à moyenne intensité et confondu avec la noire à faible intensité.

Des résultats intéressants ressortent de cette étude. Des variations de l'amplitude de la réponse sont observées en fonction de la couleur de l'animal. L'homogénéité de la réponse des différents lots dépend de la couleur. Enfin, on n'observe pas de modifications importantes de la courbe de sensibilité sauf pour les oedipodes jaunes.

Il est intéressant de relier cette étude électrorétinographique au mécanisme de l'homochromie. Nous avons, en effet, démontré le rôle essentiel de la vision dans le phénomène d'adaptation chromatique d'Oedipoda.

Lorsqu'on observe à la loupe les yeux des oedipodes noirs, rouges, jaunes et gris, on constate qu'ils s'harmonisent avec la pigmentation tégumentaire. Ainsi, les yeux des oedipodes noirs et rouges sont très pigmentés alors que ceux des gris le sont comparativement moins. Quant aux oedipodes jaunes, ils ont les yeux les moins pigmentés.

Les pigments déposés dans l'oeil des oedipodes de différentes couleurs le sont au moins en partie, en surface. On peut émettre l'hypothèse qu'ils jouent le rôle de trame filtrante ou filtre sélectif de la lumière réfléchi par les substrats colorés.

Ceci expliquerait peut-être que l'on observe des variations de l'amplitude de la réponse en fonction de la pigmentation de l'animal. Celles-ci varient dans le même sens que les différences pigmentaires quantitatives observées dans l'oeil ; en effet, les sensibilités décroissent du lot jaune au lot rouge en passant par les lots gris et noirs.

TROISIEME CHAPITRE

ANALYSE SPECTROPHOTOMETRIQUE ET COLORIMETRIQUE DE L'HOMOCHROMIE

Avant d'aborder l'exposé de la méthode d'analyse, il nous semble utile de rappeler un certain nombre de notions de Colorimétrie.

I - NOTIONS DE BASE DE LA COLORIMETRIE

=====

(LE GRAND, 1948)

Toute couleur peut être caractérisée par trois nombres. La Colorimétrie a pour objet la détermination de ces nombres. On désigne ces nombres sous le nom de composantes trichromatiques.

D'après les lois fondamentales du mélange des couleurs, il est établi que toute couleur peut être obtenue par "mélange additif", dans des proportions déterminées, de trois couleurs primaires convenablement choisies. Les composantes trichromatiques représentent les quantités de couleurs primaires nécessaires pour obtenir une couleur donnée.

Des conventions ont été établies sur une base internationale par la Commission Internationale de l'Eclairage (C.I.E.) en 1931. Dans le système C.I.E., les composantes trichromatiques sont désignées par les symboles X, Y, Z.

A partir des composantes trichromatiques X, Y, Z, on calcule les coordonnées trichromatiques x et y, à l'aide des équations suivantes :

$$x = \frac{X}{X+Y+Z} \qquad y = \frac{Y}{X+Y+Z} \qquad (x+y+z = 1)$$

Il est alors possible de représenter les coordonnées trichromatiques dans un système de coordonnées rectangulaires ou diagramme chromatique (désigné aussi sous le nom de triangle des couleurs). Ce diagramme représente une coupe plane de l'espace des couleurs XYZ (figure 6). Les coordonnées trichromatiques caractérisent la chromaticité c'est à dire la tonalité chromatique et la saturation de la couleur.

Dans ce diagramme (figure 6), toutes les couleurs réelles sont limitées par une courbe appelée lieu spectral sur laquelle sont placés les points représentatifs des radiations monochromatiques.

On choisit en général comme point d'achromatisme le point représentatif de la lumière étalon utilisée. Lorsqu'on emploie la lumière

étalon C (lumière du jour moyenne), le point C défini par $x = 0,3100$ et $y = 0,3162$ est choisi comme point d'achromatisme. (Norme Allemande DIN 5033).

A partir des composantes trichromatiques du système C.I.E., un certain nombre de valeurs numériques ou Chiffres de HELMHOLTZ peut être calculé.

a) Longueur d'onde dominante ou teinte

Supposons qu'un certain Vert soit localisé au point V et un certain Rouge en R dans le diagramme chromatique C.I.E. Quelles que soient les proportions du mélange additif, la couleur résultante se situera toujours sur la droite V-R (figure 7). En raison de cette propriété additive du diagramme, toutes les couleurs réelles se situent à l'intérieur de la surface délimitée par la courbe, puisque toute couleur réelle peut être considérée comme le mélange de ses composantes spectrales dans des proportions variées. En outre, les couleurs réelles situées à l'intérieur de la courbe et délimitées par les deux droites discontinues tracées dans la figure 8 peuvent être considérées, selon HELMHOLTZ, comme un mélange de la lumière C et d'une radiation spectrale. Par exemple, le point V de la figure 8 est un mélange de lumière C et de la radiation spectrale ayant une longueur d'onde de 520 mμ. La longueur d'onde de la radiation spectrale constitue la longueur d'onde dominante de la chromaticité considérée (point V). La longueur d'onde dominante se trouve sur la droite qui passe par le point C représentatif de la lumière achromatique et le point représentatif de la couleur V.

b) Degré de saturation

Etant donné que le point V (figure 8) est situé sur une droite qui joint à une extrémité une couleur spectrale pure et à l'autre, le point C, le Vert localisé en V n'est évidemment pas un Vert aussi pur que la couleur spectrale correspondante.

On peut spécifier numériquement le degré de saturation par le rapport des distances VC et SC.

des sols, il nous a paru indispensable d'utiliser une méthode d'analyse objective voire physique.

Jusqu'alors, la détermination de la couleur des animaux a été souvent réalisée à l'aide d'Atlas ou tableaux de couleur. Cette méthode que nous avons utilisée au début de nos expériences (cf. p. ...) ne permet qu'une comparaison visuelle directe des couleurs. En conséquence, les résultats obtenus sont liés non seulement à la perception des couleurs par l'observateur, mais aussi à la qualité de la gamme d'échantillons, au nombre des coloris qui y figurent, à leur stabilité dans le temps, et à leur comportement à la lumière. De plus, le spectre de réflexion des coloris des étalons n'est pas forcément comparable à celui des couleurs que l'on met en regard pour les examiner.

Parmi les méthodes utilisées en Colorimétrie, nous avons choisi la méthode spectrale. L'aspect coloré des corps opaques est lié à la réflexion diffuse qui se produit à la surface de ces corps. Ainsi, les mesures de réflexion diffuse sont essentiellement appliquées à la caractérisation de la couleur. Par le procédé spectral, on mesure les variations du degré de réflexion diffuse dans la partie visible du spectre. A partir de ces mesures, le calcul permet de déterminer les trois composantes trichromatiques qui définissent parfaitement une couleur. D'après le système C.I.E. et la norme DIN 5033, la détermination des composantes trichromatiques nécessite un relevé des valeurs du facteur de réflexion diffuse dans la zone comprise entre 400 et 770 mμ.

Il est important de noter que les colorations homochromes d'Oedipoda sont liées à l'état vivant de l'animal (protéines vivantes). Nous eûmes, en outre, à prendre en considération la petite taille de la surface à mesurer : le pronotum, par exemple, a une surface de quelques mm². Notre problème consistait donc à pouvoir mesurer la couleur de surfaces tégumentaires de l'ordre du mm² d'insectes vivants.

Les spectrophotomètres courants ne permettent pas d'effectuer des mesures de si petites surfaces ; en effet, les ouvertures de sphère sont habituellement de l'ordre de plusieurs cm².

Des premiers essais ont été effectués, en 1965, au cours d'un

stage chez CARL ZEISS (Oberkochen, Allemagne) (*).

Le spectrophotomètre universel ZEISS PMQ II peut être équipé, pour les mesures de réflexion, d'un dispositif à grande ouverture (RA 3) et d'une monture à sphère (KA) munie d'un objectif adaptable. L'objectif spécial permet de mesurer la réflexion et la couleur sur des surfaces extrêmement petites (surface minimale = $0,01 \text{ mm}^2$). Les premières mesures effectuées sur Oedipoda ont été réalisées à l'aide de ce dispositif spécial encore sous forme de prototype.

1°) MODE DE FONCTIONNEMENT : REPARTITION DE L'ECLAIRAGE

La valeur du facteur de réflexion diffuse dépend, en général, des caractéristiques géométriques de l'éclairage et de l'observation.

a) Avec le dispositif additionnel RA 3, l'éclairage est réalisé par la voie diffuse dans la totalité du milieu ; la mesure est effectuée perpendiculairement à la surface de l'échantillon, dans un champ angulaire limité.

b) Dans le montage avec monture à sphère munie de l'objectif spécial adaptable, le cas inverse est réalisé : l'échantillon est soumis à un éclairage orienté et l'observation est effectuée sur l'intégralité du milieu.

Pour distinguer entre ces deux cas, on affecte le facteur de réflexion diffuse R d'indices qui, dans le cas de l'éclairage orienté, marquent les angles qui définissent la direction de l'éclairage (première référence) et la direction de l'observation (deuxième référence). Ces angles sont toujours déterminés par rapport à la normale à la surface de l'échantillon. L'éclairage diffus et l'observation diffuse sur l'intégralité du milieu sont désignés par la lettre d . D'après les conventions adoptées en Colorimétrie (norme DIN 5033), on utilise pour exprimer les valeurs de mesure les abréviations ($d/0^\circ$) dans le premier cas et ($0^\circ/d$) pour le deuxième cas qui caractérisent les deux modes d'éclairage.

(*) Je tiens à témoigner ici toute ma reconnaissance au Dr. KLING qui a bien voulu m'offrir sa collaboration et suivre ce travail d'analyse physique avec beaucoup d'intérêt.

2°) DISPOSITION OPTIQUE ET MECANIQUE

La symétrie entre les modes d'utilisation ($d/0^\circ$) et ($0^\circ/d$) qui caractérisent les deux modes d'éclairage est mise en évidence dans les deux dispositifs utilisés.

a) Dispositif additionnel RA 3 - Eclairage diffus ($d/0^\circ$) (figure 11)

La source lumineuse (4) éclaire la paroi intérieure de la sphère d'Ulbricht, sous un grand angle solide. La lumière diffuse réfléchie par cette paroi éclaire l'échantillon (2) (exemple : papiers colorés) placé sur la fenêtre de la sphère. Grâce au diaphragme (3), l'échantillon ne reçoit aucune lumière directe. Pour la mesure d'échantillons pulvérulents (exemple: sables), on fait pivoter la fenêtre de la sphère vers le bas ; l'échantillon est alors appliqué contre la fenêtre à l'aide d'un plateau à ressort. La lumière réfléchie en direction perpendiculaire par la surface de l'échantillon parvient, par l'intermédiaire du miroir basculant (5) et de l'optique intermédiaire (6) dans le monochromateur. Elle est décomposée spectralement, puis envoyée vers le récepteur photoélectrique (7) du spectrophotomètre. La paroi intérieure de la sphère, recouverte d'oxyde de magnésium, joue le rôle d'étalon. L'oxyde de magnésium est généralement considéré dans la technique colorimétrique comme représentant le corps blanc mat idéal, car le degré absolu de réflexion diffuse de l'oxyde de magnésium est voisin de 100 % et ne dépend que très peu de la longueur d'onde, dans le domaine visible du spectre. La mesure de l'échantillon est effectuée par comparaison avec l'étalon ; le miroir (5) peut basculer et ainsi être orienté successivement vers la paroi de la sphère et vers l'échantillon.

b) Monture à sphère muni de l'objectif adaptable - Eclairage orienté ($0^\circ/d$) (figure 12).

La lumière émise par l'ampoule à incandescence traverse le monochromateur où elle est décomposée spectralement et converge, par l'intermédiaire de l'objectif, sur l'échantillon placé à l'ouverture rectangulaire de la sphère (3x4 mm). La lumière diffuse réfléchie par

l'échantillon est captée par la sphère, répartie sur la surface de cette dernière et ensuite dirigée vers le récepteur photoélectrique.

L'objectif, constitué de quatre lentilles de quartz, peut être utilisé sur toute l'étendue du spectre compris entre 220 et 770 mμ. Il possède, en outre, un dispositif de focalisation permettant de former sur l'échantillon une image nette pour chaque longueur d'onde. L'objectif reproduit soit l'image du prisme, soit l'image de la fente du monochromateur sur l'échantillon. Dans nos mesures, l'objectif forme l'image réduite du prisme du monochromateur dans le plan de l'ouverture de la sphère et permet la mesure de surfaces de 2 mm² des téguments d'Oedipoda (exemple : pronotum).

Les facteurs de réflexion résultant de ces mesures se réfèrent à un étalon escamotable recouvert d'oxyde de magnésium.

A l'aide des deux dispositifs, on mesure le facteur de réflexion diffuse R% entre 400 et 770 mμ, à intervalles réguliers de 10 mμ. Les calculs de X,Y,Z - x et y) sont effectués sur ordinateur (programme IBM).

III - E T U D E S P E C T R O P H O T O M E T R I Q U E E T C O L O -

R I M E T R I Q U E " I N V I V O " D E L ' H O M O C H R O M I E

D ' O E D I P O D A C O E R U L E S C E N S L .

(LEVITA, 1968_{ab})

Nous avons mesuré les facteurs de réflexion diffuse sur 15 exemplaires de chaque type pigmentaire d'Oedipoda : noir, rouge, jaune et gris ainsi que sur 15 échantillons de chaque sol correspondant : ardoise, oxyde de fer, sable jaune et sable de Fontainebleau.

La figure 13 rassemble les représentations graphiques des variations du facteur de réflexion R% en fonction de la longueur d'onde. Nous désignons par le terme de "spectres" ou "courbes" de réflexion les variations du facteur R% des insectes et des sols en fonction de la longueur d'onde (400-680 mμ).

Si l'on compare l'allure des "spectres" de réflexion des insectes et des sols, on constate que dans les quatre cas, on obtient quatre types de tracés différents. Toutefois, une certaine ressemblance est à noter, à savoir l'augmentation générale de la réflexion de la région des courtes longueurs d'onde jusqu'aux grandes longueurs d'onde du spectre visible, bien que pour chaque type, on ait des différences nettes dans la courbure.

Si l'on considère séparément chaque type pigmentaire, on remarque qu'il y a presque concordance entre les "spectres" des oedipodes noirs et de l'ardoise, tandis que dans les trois autres cas, on ne note qu'une similitude dans le tracé des "courbes".

La composante trichromatique Y qui caractérise le facteur de clarté permet une comparaison directe des clartés des couleurs étudiées. Le tableau IX groupe les valeurs moyennes du facteur de clarté Y des criquets et des sols :

OEDIPODES NOIRS	8,0 (6,2 - 11,1)	!	ARDOISE	8,4
OEDIPODES ROUGES	8,6 (7,3 - 10,3)	!	OXYDE DE FER	11,1
OEDIPODES JAUNES	19,1 (16,7- 21,5)	!	SABLE JAUNE	34,1
OEDIPODES GRIS	23,9 (18,7- 29,5)	!	SABLE DE	
		!	FONTAINEBLEAU	55,4
		!		
(Les chiffres entre parenthèses représentent les deux valeurs extrêmes de la clarté des insectes).				

T A B L E A U IX

La concordance de la clarté des criquets et du sol est particulièrement nette chez les oedipodes noirs. Dans les trois autres types, les insectes sont plus sombres que les sols. Seuls les oedipodes rouges montrent une très petite différence de la valeur de la clarté par rapport

à l'oxyde de fer.

Pour la représentation graphique des couleurs, on a choisi d'utiliser le Diagramme chromatique CIE (Norme DIN 5033) et les coordonnées trichromatiques x et y calculées à partir des composantes trichromatiques (figure 14). Les coordonnées trichromatiques permettent de caractériser une couleur (teinte et saturation) et ainsi de représenter de façon précise la répartition des couleurs des insectes et des sols (figure 15).

Les résultats des mesures sont groupés dans le petit rectangle de la figure (14). La représentation à plus grande échelle est donnée par la figure (15).

Le nombre d'insectes et de substrats étudiés correspond au nombre de points (cf. différents symboles).

D'une façon générale, l'adaptation des insectes sur les sols respectifs n'est qu'approchée, et en aucun cas, il n'y a concordance parfaite de la couleur.

Il y a non seulement des différences dans la saturation (distance d'un point coloré au point achromatique C) mais encore dans la teinte (longueur d'onde dominante), en dehors des différences de clarté déjà signalées plus haut.

Si on utilise la longueur d'onde dominante, la saturation et la clarté (Chiffres de Helmholtz) comme critères de l'adaptation chromatique, les insectes et les substrats concordent au moins pour l'un de ces chiffres (voir tableau X).

	<u>Longueur d'onde dominante</u>	<u>Saturation</u>	<u>Clarté</u>
OEDIPODES NOIRS	(0)	(-)	(+)
OEDIPODES ROUGES	(-)	(+)	(0)
OEDIPODES JAUNES	(+)	(-)	(-)
OEDIPODES GRIS	(+)	(-)	(-)
(+) = concordance			
(-) = nette différence			
(0) = concordance partielle c'est à dire très légère différence			

T A B L E A U X

Dans le cas des oedipodes jaunes, gris et noirs, l'adaptation chromatique se situe visiblement dans la concordance de la longueur d'onde dominante. Il faut rappeler, en outre, la remarquable concordance de la clarté des oedipodes noirs avec celle de l'ardoise.

Quand il n'y a pas de similitude dans la longueur d'onde (cas des oedipodes rouges), il s'ensuit que l'ajustement relatif à la clarté et à la saturation est augmenté. Probablement, ce degré d'ajustement suffit dans les conditions naturelles d'autant plus que le sol minéral (oxyde de fer) n'est ni homogène ni uniformément coloré. De plus, une partie du sol renvoie de la lumière colorée qui atteint les insectes et contribue à les rendre semblables à la couleur du milieu.

L'analyse colorimétrique fournit non seulement des informations sur les possibilités d'adaptation chromatique des insectes, mais encore sur la pigmentation elle-même.

L'oeil humain différencie très bien les couleurs variées des insectes et celles des sols minéraux. C'est ainsi qu'il les perçoit comme noir, rouge, jaune et gris ou blanc. La mesure des couleurs montre de façon évidente que des sensations colorées variées sont produites uniquement à partir de couleurs jaunes de saturation et de clarté différentes.

Les couleurs des insectes et des sols sont situées dans la portion du diagramme chromatique comprise entre 574 et 601 mp (figure 15). Les couleurs des insectes se limitent entre 576 et 588 mp. Les histogrammes de la figure 16 mettent en évidence la distribution comparée des insectes et des sols entre les longueurs d'onde correspondantes.

IV - D E L I M I T A T I O N S D E S P O S S I B I L I T E S P I G - M E N T A I R E S A D A P T A T I V E S D ' O E D I P O D A

Les couleurs des oedipodes noirs, rouges, jaunes et gris ainsi que celles des substrats naturels correspondants : ardoise, oxyde de fer, sable argileux jaune et sable blanc de Fontainebleau sont situées dans la portion du diagramme chromatique comprise entre 574 et 601 mp.

Nous avons recherché si les oedipodes pouvaient s'adapter à des substrats de couleurs spectrales localisées dans le diagramme en dehors de ces limites.

A cet effet, nous avons choisi d'utiliser comme substrats douze papiers colorés qui se répartissent dans le diagramme de la figure 17 comme suit :

- VIOLET (VIOLETT 093, VIOLETT 099)
- BLEU (TONFARBE 001, BLAU 009)
- VERT (GRÜN 909, GRÜN 906)
- JAUNE (TONFARBE 100 - GELB 900)
- ORANGE (ORANGE 930)
- ROUGE (ROT 990, TONFARBE 010, ROT 090)

180 criquets nouveau-nés sont répartis dans 12 terrariums. Le fond de chaque terrarium est tapissé d'un papier coloré de couleur spectrale définie (coordonnées trichromatiques, facteurs de clarté et longueurs d'onde dominantes connus).

L'analyse spectrophotométrique et colorimétrique est réalisée comme précédemment sur les imagos.

Les résultats sont consignés dans les graphiques des figures 18 et 19 et le tableau XI.

Les valeurs moyennes des coordonnées trichromatiques x et y des oedipodes sont situées dans le diagramme chromatique sur la longueur d'onde dominante 580 mμ (Jaune).

On peut conclure d'emblée que les oedipodes ne sont, en aucun cas homochromes avec les substrats. Ils présentent, en effet, outre une longueur d'onde dominante très différente de celle du substrat, des facteurs de clarté Y et des saturations différentes.

Les oedipodes ne présentent, donc, aucune adaptation chromatique en dehors des limites étroites mises en évidence.

Les criquets élevés sur les différents papiers colorés sont situés sur la même longueur d'onde : 580 mμ qui correspond à la couleur jaune. Il est intéressant de rappeler que les oedipodes prennent cette même couleur jaune soit à l'obscurité complète soit après vernissage

des yeux composés -couleur jaune que nous désignons comme "couleur de base"-.

En l'absence d'adaptation chromatique, les oedipodes acquièrent tous une même couleur jaune.

PAPIERS COLORES:		Coordonnées trichromatiques		Facteur de clarté	Longueur d'onde dominante en mμ
		x	y	Y	
VIOLETT 093 (1)	(1)	0,28637	0,21321	17,5	- 561
	1	0,35472	0,35230	18,8	581
VIOLETT 099 (2)	(2)	0,24613	0,19430	12,0	452
	2	0,35741	0,35961	24,2	579
TONFARBE 001 (3)	(3)	0,23726	0,27293	46,6	483
	3	0,35986	0,35510	19,4	581
BLAU 009 (4)	(4)	0,19266	0,22210	18,8	480
	4	0,35749	0,35480	17,8	581
GRUN 909 (5)	(5)	0,26600	0,38838	20,4	512
	5	0,35513	0,35411	19,0	580
GRUN 906 (6)	(6)	0,28853	0,41084	27,3	537
	6	0,35787	0,35577	21,5	580
TONFARBE 100 (7)	(7)	0,38138	0,41964	79,8	573
	7	0,38798	0,37603	28,2	581
GELB 900 (8)	(8)	0,42702	0,46788	75,6	574
	8	0,35737	0,35591	22,3	580
ORANGE 930 (9)	(9)	0,46752	0,38110	40,3	590
	9	0,36681	0,36221	20,0	581
ROT 990 (10)	(10)	0,48817	0,33707	27,2	604
	10	0,39097	0,37038	18,7	583
TONFARBE 010 (11)	(11)	0,35803	0,26100	41,7	- 506
	11	0,35100	0,35052	20,2	580
ROT 090 (12)	(12)	0,41240	0,24457	22,0	- 513
	12	0,34577	0,34385	10,4	581

(1)..... (12) substrats (valeurs moyennes)
1 12 oedipodes

T A B L E A U X I

Si l'on compare entre eux les différents lots expérimentés, on constate que les animaux diffèrent entre eux légèrement par la saturation (les différentes valeurs sont réparties le long de la longueur d'onde 580 mμ et non pas confondues).

Nous avons comparé les facteurs de clarté des animaux entre eux. Le tableau XII rassemble les calculs des moyennes à partir de toutes les valeurs de mesure, les variances, les écarts-types et l'intervalle de confiance à 5 % par rapport à un animal et par rapport à la moyenne

Le test de comparaison des douze moyennes est l'analyse de la variance (cf. SCHWARTZ, 1963).

La valeur de F obtenue est égale à 9,2. Elle est supérieure aux limites supérieures $F_{11, 168}^{11}$ 1,79 pour le risque 5 % et 2,85 pour le risque 1%/₀₀ données par les tables de F.

Les moyennes des facteurs de clarté des oedipodes diffèrent donc entre elles de façon significative même pour un risque d'erreur inférieur à 1%/₀₀.

PAPIERS COLORES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
15 VALEURS DE Y	27,4	25,7	26,7	28,5	32,9	27,8	29,9	33,4	20,4	31,2	22,6	10,6
	26,6	16,8	25,5	14,3	22,1	27,7	31,2	34,9	23,5	27,8	27,0	7,2
	25,6	28,5	24,6	23,2	22,6	31,3	40,9	25,6	29,8	19,9	28,4	11,4
	20,7	25,8	27,7	18,8	30,0	30,1	27,2	24,7	28,4	18,8	24,7	11,5
	19,4	17,6	14,8	19,2	22,4	32,7	28,2	28,8	24,4	18,8	19,1	14,3
	18,2	30,9	18,9	17,7	17,2	24,7	29,2	20,7	19,8	19,4	19,4	10,2
	21,0	15,8	19,0	10,8	19,9	21,5	37,3	23,6	17,5	12,6	22,6	8,4
	16,5	31,4	13,8	13,3	19,5	19,9	33,1	21,9	23,3	19,5	17,2	18,3
	16,7	28,9	14,1	18,6	15,4	16,9	14,3	13,8	14,6	16,2	17,9	12,8
	15,4	25,7	17,0	13,7	12,7	15,1	19,9	15,2	17,3	17,6	19,3	7,6
	17,4	28,6	17,1	20,0	15,2	13,2	24,4	14,9	16,7	16,7	17,6	5,1
	13,4	16,1	18,4	17,0	11,1	17,7	30,5	20,6	13,2	13,0	17,1	7,6
	15,0	28,8	15,3	19,7	16,5	15,2	17,9	15,9	17,5	15,3	16,4	12,5
	14,8	24,9	19,8	18,1	12,9	13,1	31,5	20,1	16,0	16,9	14,0	7,9
	14,9	18,2	17,9	14,0	14,3	16,0	27,8	20,7	17,2	17,2	19,9	10,3
TOTAL	283,0	363,7	290,6	266,9	284,7	322,9	423,3	334,8	299,6	280,9	303,2	155,7
MOYENNE	18,8	24,2	19,4	17,8	19,0	21,5	28,2	22,3	20,0	18,7	20,2	10,4
VARIANCE s^2	20,58	32,56	21,33	19,22	39,12	48,02	45,42	40,99	27,21	24,27	16,53	11,02
ECART-TYPE s	4,53	5,70	4,62	4,38	6,25	6,93	6,74	6,40	5,21	4,92	4,06	3,32
$\frac{s}{\sqrt{n}}$	1,16	1,46	1,19	1,12	1,61	1,78	1,73	1,64	1,34	1,26	1,04	0,85
$1,96 \times \frac{s}{\sqrt{n}}$	2,2	2,8	2,3	2,1	3,1	3,4	3,3	3,2	2,6	2,4	2,0	1,6

T A B L E A U XII

FACTEURS DE CLARTE DES OEDIPODES

ELEVES SUR PAPIERS COLORES

V - ANALYSE DE L'INFLUENCE DE LUMIERES COLO-

REES SUR LA PIGMENTATION D'OEDIPODA

Nous avons déjà tenté d'analyser l'influence de lumières colorées (à l'aide de verres colorés) sur des oedipodes élevés sur divers substrats naturels (cf. p.26).

Il est apparu que sur sols "clairs" (sables jaunes, argile grise...) les animaux sont tous de couleur jaune sous des lumières verte , jaune ou rouge. Par contre, sur substrats "sombres" (ardoise, oxyde de fer), on obtenait un certain pourcentage d'animaux sombres.

Nous avons jugé utile de faire à nouveau cette expérience, afin d'analyser la couleur des animaux avec notre méthode physique.

Nous avons opéré dans des conditions un peu différentes, quant aux enceintes et aux lumières utilisées.

Les enceintes sont des terrariums où les animaux sont groupés par 15. Les lumières colorées sont produites par des lampes colorées spéciales (Comptalux-Flood, Philips, 100 watts à faisceau étalé). Cinq types de lampes sont utilisées : BLEU, VERT, JAUNE, ROUGE et BLANC (voir courbes d'émission spectrale, figure 20)(*).

75 oedipodes nouveau-nés sont répartis dans cinq terrariums dont le fond est recouvert d'ardoise et placés, durant toute l'expérience, dans une pièce obscure de manière à éliminer toute lumière du jour parasite. La température au sol relevée pendant l'illumination est voisine de 38°C, l'hygrométrie égale à 28 %.

(*) Je remercie la Maison PHILIPS pour avoir bien voulu me communiquer les courbes d'émission spectrale des lampes colorées.

L'analyse spectrophotométrique est faite sur les 75 imagos. Les valeurs moyennes des longueurs d'onde dominante et des facteurs de clarté sont reportées dans le tableau XIII.

Dans les cinq cas envisagés, les oedipodes sont localisés sur la même longueur d'onde dominante de 580 mμ (voir figure 21).

Si l'on compare ces cinq lots aux oedipodes noirs homochromes sur l'ardoise (lumière : ampoule à incandescence de 75 watts), on constate que ces derniers sont également situés sur une longueur d'onde voisine : 581 mμ. Toutefois, alors que les oedipodes noirs homochromes ont un facteur de clarté (8,4) presque identique à celui de l'ardoise (8,0), les oedipodes élevés sous les diverses lumières colorées présentent des facteurs de clarté différents, plus élevés.

Les moyennes des facteurs de clarté des animaux diffèrent entre elles de façon significative ($F = 21,0$) pour un risque nettement inférieur à 1‰.

Nous pouvons souligner ici l'influence de la qualité de la lumière sur la pigmentation d'Oedipoda, en particulier sur la clarté des animaux. Ceci est particulièrement net dans le cas de la lumière blanche émise par la lampe Comptalux-Flood où les criquets sont plus clairs que sous l'influence de la lumière émise par une ampoule à incandescence.

On peut rapprocher les lots d'animaux élevés sous lumière blanche et rouge : les facteurs de clarté sont respectivement 12,3 et 13,6.

Dans l'expérience réalisée dans les conditions décrites ci-dessus, on obtient également un pourcentage d'animaux plus sombres sous la lumière rouge comme dans l'expérience avec les verres colorés.

L'analyse physique des couleurs nous indique de façon précise que les oedipodes élevés sur ardoise sous les diverses lumières colorées présentent la même teinte que le substrat mais des facteurs de clarté et des saturations différentes : dans ces conditions, ils ne sont pas homochromes.

LUMIERES COLOREES	BLANCHE	BLEUE	VERTE	JAUNE	ROUGE
15 VALEURS DE Y	10,9	26,8	20,0	22,0	11,3
	12,0	25,9	19,0	22,9	19,4
	10,4	17,0	21,7	12,0	9,1
	14,6	20,2	15,0	18,7	11,0
	10,8	26,2	24,8	23,2	18,8
	15,2	32,5	28,7	13,1	12,1
	10,8	20,1	22,7	15,7	13,6
	11,7	29,6	32,7	19,2	21,0
	11,3	22,9	24,8	23,0	19,0
	9,7	17,2	21,6	32,5	19,0
	11,4	22,8	25,6	17,0	16,5
	12,1	21,9	18,6	25,0	6,8
	16,8	16,9	23,1	23,3	12,1
	12,7	19,1	29,0	20,5	7,0
	14,7	23,3	27,5	26,6	7,5
TOTAL	185,1	342,4	354,8	314,7	204,2
MOYENNE	12,3	22,8	23,6	21,0	13,6
s^2	42,12	21,86	21,55	28,18	24,71
s	6,49	4,68	4,64	5,31	4,97
$\frac{s}{\sqrt{n}}$	1,67	1,20	1,19	1,36	1,28
$1,96 \times \frac{s}{\sqrt{n}}$	3,2	2,3	2,3	2,6	2,5

T A B L E A U XIII

FACTEURS DE CLARTE DES OEDIPODES ELEVES
SUR ARDOISE SOUS LUMIERES COLOREES

VI - ANALYSE DE L'INFLUENCE DU FACTEUR DE

 CLARTE ET DE LA TEINTE DU SUBSTRAT SUR

 LA PIGMENTATION D'OEDIPODA

L'analyse spectrophotométrique faite sur les quatre types pigmentaires homochromes : noir, rouge, jaune et gris nous révèle que l'adaptation chromatique de l'animal par rapport au sol est réalisée soit par ajustement de la longueur d'onde dominante (oedipodes jaunes et gris) soit par ajustement de la longueur d'onde dominante et de la clarté (oedipodes noirs) soit enfin par ajustement de la saturation et de la clarté (oedipodes rouges).

Nous avons, par ailleurs, démontré que les oedipodes ne s'adaptent que dans des limites très étroites de longueurs d'onde. Nous nous sommes alors posés la question de savoir si sur des substrats de longueurs d'onde dominante très différentes les unes des autres mais de facteur de clarté identique, les oedipodes harmonisaient leurs réponses en fonction du facteur de clarté. Nous avons également réalisé l'expérience inverse, en utilisant des substrats de même teinte et de facteurs de clarté différents.

1°) SUBSTRATS DE TEINTES DIFFERENTES (LONGUEURS D'ONDE DOMINANTES
DIFFERENTES) ET DE MEME FACTEUR DE CLARTE
=====

Cinq teintes différentes ont été choisies :

- BLEU	484 mμ	
- VERT	565 mμ	
- JAUNE	580 mμ	Y = 34,1
- ORANGE	600 mμ	
- ROUGE	612 mμ	

Les oedipodes sont répartis dans cinq terrariums dès l'éclosion. Les valeurs des différentes mesures de Y sur les imagos sont consignées dans le tableau XIV.

Les longueurs d'onde dominantes des criquets sont dans quatre cas : BLEU, VERT, ORANGE et ROUGE, différentes de celles des sols et voisines de 580 mμ. Seuls, les oedipodes élevés sur sol jaune 580 mμ, présentent

cette même longueur d'onde.

La comparaison des moyennes des facteurs de clarté des oedipodes ($F = 11,3$) montre que celles-ci diffèrent entre elles de façon significative pour un risque nettement inférieur à 1% , et par là même sont significativement différentes du facteur de clarté des substrats.

Il n'y a, dans aucun des cas envisagés, d'adaptation des oedipodes à la clarté du sol.

2°) SUBSTRATS DE MEME TEINTE (MEME LONGUEUR D'ONDE DOMINANTE) ET
DE FACTEURS DE CLARTE DIFFERENTS.

La teinte choisie est la couleur jaune 582,9 mμ tirée du Nuancier DIN 6164, définie par les coordonnées trichromatiques : $x = 0,3840$ et $y = 0,3660$ mais présentant cinq facteurs de clarté différents, soit dans l'ordre décroissant : 61,0 (D1) - 41,3 (D2) - 27,8 (D3) - 18,4 (D4) et 12,0 (5)(*).

Le fond de chaque terrarium est recouvert d'une feuille de facteur de clarté défini. Les oedipodes sont groupés par 30 dans chaque enceinte. Les analyses spectrophotométrique et colorimétrique sont effectuées sur 150 imagos.

Les longueurs d'onde dominante des oedipodes sont, dans les cinq cas envisagés, voisines de 580 mμ ; elles sont respectivement :

D1 = 580 mμ

D2 = 580 mμ

D3 = 579 mμ

D4 = 580 mμ

D5 = 581 mμ

La longueur d'onde dominante des oedipodes est donc peu différente de celle du substrat (= 582,9 mμ), sans cependant coïncider exactement.

Les criquets s'adaptent donc à la couleur jaune (teinte du substrat, quel que soit le facteur de clarté.

(*) Ces feuilles ont été fournies par la Maison MUSTER-SCHMIDT-GÖTTINGEN (ALLEMAGNE FEDERALE).

L'ensemble des valeurs des facteurs de clarté des animaux est consigné dans le tableau XV. Les moyennes diffèrent entre elles de façon significative ($F = 45,5$).

La comparaison des facteurs de clarté des substrats et des animaux (valeurs moyennes) est faite à l'aide du tableau simplifié suivant :

	<u>SUBSTRATS</u>	<u>OEDIPODES</u>
D1	61,0	26,9
D2	41,3	25,0
D3	27,8	23,5
D4	18,4	19,5
D5	12,0	18,3

On constate d'une façon globale, que les valeurs moyennes des facteurs de clarté des animaux décroissent de 26,9 à 18,3. En d'autres termes, les oedipodes élevés sur le substrat le plus clair ($Y = 61,0$) sont relativement plus clairs que ceux élevés sur le sol le plus sombre ($Y = 12,0$).

Il est donc intéressant de noter que sur un substrat coloré sur lequel les oedipodes peuvent s'adapter qu'on observe également une certaine réponse aux facteurs de clarté du sol.

Si l'on compare les moyennes des facteurs de clarté des oedipodes et les facteurs de clarté des substrats, il apparaît 2 types de réponses. Les oedipodes sont plus sombres que les sols D1, D2 et D3 correspondants, alors qu'ils sont plus clairs que les substrats D4 et D5.

On n'observe, donc, en aucun cas, de coïncidence parfaite des facteurs de clarté du sol et de l'animal. Seuls, les oedipodes D4 se rapprochent du facteur de clarté du sol, tout en étant plus clairs.

PAPIERS COLORES Y = 34,1	BLEU	VERT	JAUNE	ORANGE	ROUGE
15 VALEURS DE Y	34,3	27,5	17,2	19,5	25,2
	25,1	31,1	19,6	17,0	20,2
	24,3	20,0	17,1	16,5	19,5
	27,0	21,1	20,7	23,1	17,3
	21,5	29,5	19,3	24,5	18,5
	17,4	29,5	20,8	21,5	27,7
	24,2	30,1	18,3	24,0	26,0
	22,3	36,1	16,7	12,8	22,6
	19,7	34,3	19,8	17,5	19,2
	18,7	34,6	18,4	18,0	19,6
	25,2	26,8	18,3	24,3	14,5
	23,7	21,8	21,5	31,0	23,2
	24,5	33,0	18,0	18,4	17,2
	15,8	20,9	20,5	17,0	14,4
	23,3	31,2	20,1	20,7	25,2
TOTAL	347,0	427,5	286,3	305,8	310,3
MOYENNE	23,1	28,5	19,0	20,3	20,6
s^2	19,56	28,34	2,23	20,0	17,09
s	4,4	5,3	1,4	4,4	4,1
$\frac{s}{\sqrt{n}}$	1,13	1,36	0,36	1,13	1,05
$1,96 \times \frac{s}{\sqrt{n}}$	2,2	2,6	0,7	2,2	2,0

T A B L E A U XIV

FACTEURS DE CLARTE DES OEDIPODES ELEVES
SUR SUBSTRATS DE MEME FACTEUR DE CLARTE

T = 582,9 mp	D 1 (61,0)	D 2 (41,3)	D 3 (27,8)	D 4 (18,4)	D 5 (12,0)
	24,6	33,4	32,0	26,5	27,1
	35,0	26,3	24,5	21,2	24,4
	32,9	17,8	26,7	16,6	18,2
	31,1	25,5	30,7	17,1	22,6
	28,7	24,6	25,7	20,1	29,0
	34,7	27,0	30,8	21,5	21,1
	19,6	27,7	17,1	30,7	21,9
	31,2	27,7	26,8	22,1	23,2
	28,5	31,4	18,3	26,8	28,0
	19,4	29,0	18,9	23,8	16,3
30 VALEURS	23,6	30,7	20,5	20,8	22,0
	31,9	41,3	26,8	23,5	25,6
DE Y	31,4	22,7	19,4	24,8	11,1
	18,7	29,4	19,3	15,4	22,1
	28,7	34,8	22,7	17,6	14,0
	38,4	26,8	25,5	29,9	14,3
	15,8	24,6	29,5	13,6	15,3
	35,3	34,5	20,1	20,8	17,7
	36,8	29,0	24,4	22,2	13,5
	37,8	21,0	19,8	28,7	12,2
	29,5	22,3	18,0	14,8	17,4
	22,6	22,0	19,8	20,9	18,2
	24,6	18,1	29,3	15,5	20,8
	14,7	14,8	31,4	12,5	19,1
	17,2	18,8	22,5	14,6	14,3
	26,0	17,2	29,7	13,6	13,7
	21,3	18,1	20,4	10,9	10,7
	24,5	23,2	21,2	13,9	8,1
	22,0	17,0	18,6	13,8	17,1
	22,8	14,9	15,9	12,3	10,7
TOTAL	809,3	751,6	706,3	586,5	549,7
MOYENNE	26,9	25,0	23,5	19,5	18,3
s^2	46,23	42,36	23,81	31,53	30,81
s	6,8	6,5	4,8	5,6	5,5
$\frac{s}{\sqrt{n}}$	1,24	1,19	0,89	1,02	1,01
$1,96 \times \frac{s}{\sqrt{n}}$	2,4	2,3	1,7	1,9	1,9

T A B L E A U XV

FACTEURS DE CLARTE DES OEDIPODES ELEVES SUR SUBSTRATS
DE MEME TEINTE ET DE FACTEURS DE CLARTE DIFFERENTS

CONCLUSION DU CHAPITRE

=====

PRINCIPAUX RESULTATS :

- 1.- Critères de l'adaptation chromatique : Chiffres de Helmholtz (longueur d'onde dominante = teinte, saturation et clarté).

Les oedipodes homochromes noirs, rouges, gris et jaunes concordent avec les substrats respectifs au moins pour l'un de ces chiffres.

Les oedipodes jaunes, gris et noirs présentent la même teinte que les sols correspondants. Les rouges ont une teinte différente de l'oxyde de fer : l'ajustement par rapport au sol se réalise au niveau de la saturation pour l'animal et le sol.

Les oedipodes noirs ont la même clarté que l'ardoise ; dans les autres cas, les insectes sont plus sombres que les sols.

Par conséquent, l'adaptation des insectes sur les différents sols n'est qu'approchée : il n'y a, en aucun cas, une concordance parfaite de la couleur.

- 2.- Les pigmentations rouges, noires, grises et jaunes correspondent à des couleurs jaunes de saturation et de clarté différentes comprises entre 576 et 588 mμ.

- 3.- Les limites physiques réelles de l'homochromie se situent entre 574 et 601 mμ. Les oedipodes ne sont jamais homochromes sur des substrats qui ne sont pas compris dans ces limites.

- 4.- La "couleur de base" d'Oedipoda est jaune et correspond à la longueur d'onde 580 mμ.

- 5.- L'harmonisation de la couleur de l'animal par rapport à celle du sol semble réalisée essentiellement au niveau de la teinte (longueur d'onde dominante) dans les limites physiques définies. Dans l'état actuel de nos connaissances et au niveau d'analyse où nous avons travaillé, on peut affirmer qu'il y a vision par l'animal de la teinte du substrat. L'analyse électrorétinographique montre, par ailleurs, que l'oeil des oedipodes présente des maximums de sensibilité dans la partie jaune du spectre.

QUATRIEME CHAPITRE

ETUDE CHIMIQUE DES PIGMENTATIONS D'OEDIPODA CÆRULESCENS

Dans une étude préliminaire, j'ai recherché les caroténoïdes et les ptérides présents dans les téguments. Etant données les faibles quantités décelées, j'ai renoncé à les isoler et à les étudier. Des ommochromes ont été isolés, caractérisés et identifiés par FUZEAU-BRAESCH (1968_b).

J'ai limité volontairement l'étude chimique des pigmentations aux pigments tétrapyrroliques. Ces derniers sont, en effet, quantitativement les plus représentés et constituent des éléments importants des diverses colorations homochromes.

Ce chapitre comprend l'étude de la pigmentation sanguine et des pigmentations hypodermiques hydrosolubles rouges, jaunes, noires et grises.

I - ETUDE DU PIGMENT VERT DE L'HEMOLYPHE

(PASSAMA-VUILLAUME et LEVITA, 1966)

Oedipoda coerulescens ne présente jamais de coloration tégumentaire verte. Cependant, l'hémolymph de quatre types de colorations homochromes (noir, gris, rouge et jaune) est toujours verte. Le pH de l'hémolymph est légèrement basique dans les quatre cas (7,40)(*). Le phénomène d'adaptation chromatique ne s'accompagne pas d'une variation de pH interne.

A la suite des travaux de PASSAMA-VUILLAUME (1964, 1965) sur la pigmentation tégumentaire verte de Mantidae : Mantis religiosa, Sphodromantis viridis et du criquet migrateur : Locusta migratoria migratorioides, nous avons entrepris l'étude chimique de la pigmentation verte de l'hémolymph de Oedipoda en comparaison avec la pigmentation verte des espèces précitées.

1°) EXPOSE DES RESULTATS

Nous décrivons l'isolement du pigment vert, sous forme d'un ester méthylique et son identification à l'ester correspondant de la biliverdine IX_a (figure 22) (NOMURA, GAUDEMER, BARBIER et TSUCHIYA, 1966).

(*) Le pH de l'hémolymph est mesuré au moyen du pH-mètre TACUSSEL type TS7/TS70/B muni d'un couple de microélectrodes type TSP/CSP.

ISOLEMENT :

L'hémolymphe recueillie par piqûre et additionnée d'eau distillée donne une suspension verte. Le chromoprotéide vert, précipité par le sulfate d'ammonium est soluble dans l'eau et insoluble dans les solvants organiques usuels. Il est détruit par les acides, les alcools, la chaleur et la lumière. Traité par le méthanol légèrement acidifié, il libère la protéine qui précipite. Le pigment vert peut alors être extrait par l'acétate d'éthyle.

En raison de la fragilité et de la difficulté de conservation du chromoprotéide vert, un ester méthylique a été préparé par action du méthanol chlorhydrique sur le chromoprotéide, selon la technique décrite par TIXIER (1947). Après purification par chromatographie sur colonne d'alumine désactivée suivant la technique de SANNIE (1937) et évaporation, un ester méthylique cristallise, de point de fusion 216°C.

IDENTIFICATION :

- Le chromoprotéide et le pigment vert extraits de l'hémolymphe d'Oedipoda présentent une réaction de GMELIN (MAITLAND, 1950) positive : ils contiennent donc vraisemblablement un pigment biliaire.

- F de l'ester méthylique 216°C (1)

F de l'ester méthylique de biliverdine de synthèse (NOMURA, 1959)
217°C.

F du mélange 216°C.

- La comparaison des Rf en chromatographie sur papier (voir détails expérimentaux) confirme l'identité avec l'ester méthylique de la biliverdine IX (dans le système utilisé, ils sont de 0,80).

- En solution dans le chloroforme, l'ester présente les maximums d'absorption attendus pour l'ester méthylique de la biliverdine IX (280, 316, 384, 665 mμ) et deux minimums principaux à 250 et 500 mμ (figure 23) (2).

(1) Les points de fusion mesurés avec l'appareil de KOFLER sont corrigés.

(2) Les spectres UV et visibles sont réalisés en solution chloroformique avec un spectrophotomètre enregistreur PERKIN-ELMER.

La pigmentation verte de l'hémolymphe d'Oedipoda coerulescens est due à un chromoprotéide dont le groupement prosthétique est la biliverdine IX.

2°) EXPOSE DES TECHNIQUES ET DES DETAILS EXPERIMENTAUX

Chromatographies sur papiers

Elles ont été effectuées par chromatographies ascendantes sur papier Whatman N° 1. Le système de solvant utilisé est l'alcool méthylique chlorhydrique à 1 %.

Isolement du chromoprotéide

L'hémolymphe de 50 oedipodes est prélevée après piqûre des membranes intersegmentaires tête-thorax et thorax-trochanter de la patte postérieure. Elle est recueillie dans de l'eau distillée en quantité suffisante, à l'obscurité et à 0°C. Le chromoprotéide vert précipité par le sulfate d'ammonium à saturation est isolé par filtration à 0°C ; le surnageant est incolore.

Isolement du pigment vert

Le chromoprotéide est dissous dans le minimum d'eau distillée. Dans une ampoule à décanter, on ajoute un volume égal d'acétate d'éthyle, puis lentement le minimum de méthanol pour libérer le complexe. La phase organique se colore en vert, la phase aqueuse se décolore progressivement et la protéine s'accumule à l'interphase. Les deux phases sont séparées avec précaution. La phase organique est amenée à sec, sous vide et à l'obscurité.

Préparation de l'ester méthylique

Le pigment ainsi obtenu est abandonné 24 heures sous un vide de 0,5 mm de Hg. Il est repris par 2 ml d'alcool méthylique chlorhydrique à 8 %, puis laissé pendant 12 heures à l'obscurité et au froid (5°C) - afin d'éviter toute altération. L'ester méthylique est ensuite additionné

de 2 ml de chloroforme fraîchement distillé et de 10 ml d'eau distillée. La couche chloroformique contenant l'ester méthylique du pigment vert est séparée par décantation après plusieurs lavages à l'eau distillée et finalement déshydratée à l'aide de sulfate de sodium anhydre.

Purification de l'ester méthylique

L'ester méthylique de la biliverdine IX α est repris par 2 ml de chloroforme et par 2 ml d'éther anhydre fraîchement distillé. Le mélange est chromatographié sur une colonne d'alumine d'activité I (SANNIE). On élue ensuite par le chloroforme.

La solution de l'ester ainsi recueillie, réduite sous vide et mise à l'obscurité, cristallise par évaporation, sous forme d'aiguilles vert foncé, réunies en rosaces (F = 216°C).

II - E T U D E D E S P I G M E N T A T I O N S H Y P O D E R M I Q U E S

=====

ROUGES - JAUNES - NOIRES ET GRISSES

=====

(PASSAMA-VUILLAUME et LEVITA, 1966 et 1967)

Chez Mantis et Locusta, les pigments tégumentaires hydrosolubles bruns et jaunes ont été isolés et caractérisés comme des pigments tétrapyrroliques comparables à ceux obtenus dans l'oxydation de GMELIN, et dans l'oxydation de la biliverdine sous l'effet des radiations lumineuses (PASSAMA-VUILLAUME, 1964, 1965, 1966).

Nous avons réalisé l'étude chimique comparée des différentes pigmentations tégumentaires hydrosolubles d'Oedipoda avec les pigmentations tégumentaires brunes et jaunes de Mantis et Locusta.

1°) EXPOSE DES RESULTATS

Isolement et propriétés

Les oedipodes adultes sont broyés (in toto ou téguments seuls) dans l'eau distillée. On recueille un filtrat rouge (à partir d'oedipodes rouges), brun (à partir d'oedipodes noirs et gris) et jaune (à partir

d'oedipodes jaunes). Une faible partie des pigments est précipitée par addition de sulfate d'ammonium, sous forme de chromoprotéide. Toutefois, elle est quantitativement trop peu représentée pour que l'étude puisse en être poursuivie. Par contre, la fraction libre est abondante : c'est elle qui a été étudiée ici.

Le produit brut, obtenu à partir des oedipodes est soluble et stable dans les alcools et les acides. Il est insoluble dans les solvants organiques non hydroxylés, même après acidification. Séché, il n'est pas extractible par le méthanol ; il en est de même après saponification.

Les pigments sont obtenus suivant la méthode déjà décrite pour l'isolement des pigments bruns et jaunes de Mantis et Locusta. Ces derniers montrent en électrophorèse sur papier à pH 6,4 (avec le système de solvants utilisés) les mêmes déplacements que les pigments bruns obtenus dans l'oxydation de GMELIN de la biliverdine authentique ou les pigments tétrapyrroliques "bruns" des mantes "brunes" (*) (figure 25). De même, les spectres en lumières ultraviolette et visible présentent les mêmes maximums d'absorption que les pigments bruns provenant de l'oxydation de la biliverdine et les pigments "bruns" des mantes "brunes".

L'application de la technique de fractionnement précédemment décrite par PASSAMA-VUILLAUME a conduit à deux fractions :

- une première partie colorée en brun est extraite de la solution aqueuse par le butanol : pigment N° I ;

- une deuxième partie, jaune, est obtenue après passage de la partie hydrosoluble, non extraite par le butanol, sur une couche d'alumine suivi d'une élution par une solution d'acide acétique : pigment N° II

Les fractions I et II sont ensuite purifiées par électrophorèse sur papier, dans trois systèmes différents. Les spectres en lumières ultraviolette et visible des pigments I et II sont mesurés dans l'eau à l'aide du spectrophotomètre PERKIN-ELMER (figure 24).

(*) L'expression pigmentation "brune" écrite entre guillemets comprend toutes les pigmentations brun-rouge ou roux, brun-rouge-violet, brun, bronze, jaune foncé et jaune clair.

Le pigment N°I présente trois maximums d'absorption à 228, 262 et 355 mμ, et un minimum à 250 mμ.

Le pigment N° II montre également trois maximums d'absorption à 215, 282 et 355 mμ, et un minimum à 260 mμ.

Aucun des deux pigments n'est obtenu à l'état cristallisé.

Les pigmentations hypodermiques hydrosolubles des oedipodes rouges, jaunes, noirs et gris sont donc constituées vraisemblablement par des pigments tétrapyrroliques correspondant à des états diversement oxydés de la biliverdine (VUILLAUME, 1968).

La nature tétrapyrrolique des pigments I et II ressort en particulier de leur dégradation en pigments dipyrroliques par la réaction de STOCKVIS (FISCHER et DOBENECK, 1947). L'absence de pigments dipyrroliques libres est vérifiée auparavant dans les extraits hydrosolubles bruts.

Une seule différence notable a été observée : elle concerne les proportions des pigments I et II obtenus à partir des quatre types pigmentaires. Les fractions I sont quantitativement plus importantes que les fractions II chez les oedipodes rouges et jaunes. Par contre, chez les oedipodes noirs et gris, les fractions II isolées sont plus abondantes que les fractions I.

2°) EXPOSE DES TECHNIQUES ET DES DETAILS EXPERIMENTAUX

Electrophorèses

Les électrophorèses sont réalisées avec l'appareil L.K.B. 3290 B sur papier Whatman 3 MM. Différentes concentrations (V/V) des solvants suivants : pyridine, eau et acide acétique permettent de travailler à des pH variables :

- a) Système pH 6,4 : pyridine, eau, acide acétique (100 : 900 : 4) sous un courant de 300 volts et 6 milliampères pendant 8 heures ;
- b) Système pH 9 - 9,2 : pyridine, eau (100 : 90) sous un courant de 360 volts et 1,8 milliampères pendant 8 heures ;

- c) Système pH 5 : acide acétique, pyridine, eau (1 : 2 : 18) sous un courant de 200 volts et 8 milliampères pendant 8 heures.

Isolement des pigments à l'état brut

300 oedipodes répartis en quatre lots (75 rouges, 75 jaunes, 75 noirs et 75 gris) sont broyés (in toto, ou téguments seuls) dans l'eau distillée. On obtient dans les différents cas, une suspension que l'on filtre sous un vide de 20 mm de Hg et sur Büchner. Le filtrat obtenu est rouge pour les oedipodes rouges, brun pour les oedipodes noirs et gris et jaune pour les oedipodes jaunes. Par addition de sulfate d'ammonium à saturation, une faible partie des pigments est précipitée sous forme de chromoprotéide. La fraction libre est abondante, c'est elle qui est étudiée ici.

Isolement et purification des pigments tétrapyrroliques I et II

a) Observations générales

L'électrophorèse à pH 6,4 montre la présence de deux pigments dans le produit brut de départ (figure 25) : un pigment brun jaunâtre foncé migre vers le pôle négatif, l'autre plus clair vers le pôle positif ; tous deux sont coiffés de substance fluorescente.

Le pigment brut est donc un produit hétérogène, composé d'une substance incolore, fluorescente en lumière ultraviolette et d'au moins deux pigments : l'un de couleur brune ou plus ou moins rougeâtre (dans le cas d'oedipodes rouges) et l'autre jaune dont le comportement électrophorétique est différent. Ces deux pigments présentent respectivement les mêmes déplacements qu'ils aient été isolés des téguments d'oedipodes rouges, jaunes, noirs ou gris. Le pigment brut présente également les mêmes déplacements que le pigment brun provenant de l'oxydation acide de GMELIN sur la biliverdine authentique.

b) Extraction des deux pigments

La fraction hydrosoluble brute, colorée en rouge, brun ou jaune, selon le cas envisagé, est évaporée à sec et sous vide. Elle

est ensuite reprise dans une ampoule à décanter par 10 ml de butanol tiédi à 60°C. Une importante fraction insoluble en est séparée par filtration.

(1) L'extrait butanolique est séché sous vide, puis repris par 2 ml de méthanol absolu et filtré pour éliminer les sels minéraux. Par addition d'une petite quantité d'éther anhydre à 0°C, on précipite un pigment brun ou brun rougeâtre (à partir d'oedipodes rouges) = pigment N° I.

(2) Le résidu non extrait par le butanol est dissous dans le minimum d'eau distillée et adsorbé sur une couche d'alumine. Après élution par de l'acide acétique à 10 %, un pigment jaune est recueilli. Evaporé à sec et sous vide, l'extrait est dissous dans 2 ml de méthanol absolu à 60°C et précipité par addition d'une quantité minimale d'éther anhydre à 0°C = pigment N° II

Le pigment I (fraction butanolique) est étudié en électrophorèse préparative à pH basique 9 - 9,2. Après 8 heures de migration, il s'est déplacé de 5cm vers le pôle négatif sous forme d'une tâche jaune (figure 26).

Le pigment II est purifié par électrophorèse préparative à pH 5. Le pigment jaune s'est déplacé après 8 heures, de 1,7 cm vers le pôle négatif (figure 27).

Les pigments I et II ont continué à s'oxyder jusqu'au stade jaune. Ces pigments présentent une réaction de STOCKVIS positive. Il s'agit vraisemblablement de la choléthéline : ce produit présente en effet la fluorescence jaune caractéristique, déjà décrite (WITH, 1960).

c) Etude de la dégradation des pigments tétrapyrroliques I et II en pigments dipyrroliques par la réaction de STOCKVIS.

Les pigments I et II sont remis en solution aqueuse potassique à 5 % à 60°C. Après addition de cinq gouttes d'eau oxygénée par le bioxyde de manganèse. Après filtration, on réduit par l'hydrosulfite de sodium. Il y a apparition d'une coloration rouge intense qui présente un maximum caractéristique à 525 mμ (réaction Pentdyopent, ce qui signifie en grec 525).

C O N C L U S I O N S - Comparaison des résultats obtenus chez Oedipoda

coerulescens avec ceux acquis chez d'autres Orthoptères : Mantis
religiosa, Sphodromantis viridis et Locusta migratoria.
(VUILLAUME, 1968)

La biliverdine IX α est présente dans l'hémolymphe d'Oedipoda,
Mantis, Sphodromantis et Locusta.

Les études chromatographiques, électrophorétiques et spectropho-
métriques comparatives des pigmentations tégumentaires (noires, rouges,
grises et jaunes) montrent que les pigments d'Oedipoda comme ceux de
Mantis, Sphodromantis et Locusta seraient des dérivés tétrapyrroliques
différemment oxydés de la biliverdine.

Il est intéressant de souligner les différences dans le déterminisme
biologique de la pigmentation de ces insectes.

Chez Locusta, les pigmentations dépendent de l'hygrométrie et du
mode de vie, isolé ou groupé, tandis que l'irradiation lumineuse ne
jouerait aucun rôle (ALBRECHT, 1965), (FUZEAU-BRAESCH, 1965), (VERDIER,
1965).

Les pigmentations vertes et brunes de Mantis et Sphodromantis sont
sous la dépendance de l'action directe de l'irradiation lumineuse sur
les téguments (PASSAMA-VUILLAUME, 1965).

Par contre, les variations pigmentaires observées chez Oedipoda
constituent un phénomène purement homochromique lié à la vision des
sols colorés par l'animal (LEVITA, 1966_b).

Il semble nécessaire d'insister sur le fait que les genres Oedipoda
et Mantis possèdent tous deux des pigments tétrapyrroliques "vert" et
"brun". Cependant, les variations pigmentaires vert-brun et réciproque-
ment, correspondent chez Mantis à un phénomène d'oxydo-réduction, sous
l'influence de l'irradiation lumineuse. Chez Oedipoda où l'hémolymphe
est toujours verte et les téguments toujours "bruns", nous ne pouvons,
à l'heure actuelle, émettre l'hypothèse de l'existence d'un système
d'échanges continuels semblables entre ces pigments tétrapyrroliques
à divers stades d'oxydation.

DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS

::*:*:*:*:*:*:*:*:*:

La pigmentation d'Oedipoda coerulescens L. est en relation directe avec la coloration générale du substratum environnant. Ce phénomène est désigné sous le nom d'homochromie.

L'homochromie est vraie car il y a une modification pigmentaire morphologique de la couleur de l'animal. De plus, elle est directe : c'est la vision du sol coloré par l'animal qui déclenche ce phénomène ; celui-ci est supprimé par le vernissage des yeux.

Il est intéressant de rappeler que le criquet migrateur : Locusta migratoria présente le même phénomène sur fond noir (FUZEAU-BRAESCH, (1966)). Toutefois, dans ce cas, l'homochromie est en relation avec la phase et le groupement inhibe l'adaptation chromatique (ALBRECHT, 1965). Les travaux de FUZEAU-BRAESCH (1967) et de NICOLAS et FUZEAU-BRAESCH (1968) montrent que des cures journalières de gaz carbonique lèvent cette inhibition.

Les oedipodes ne manifestent pas de sensibilité au groupement et à l'isolement au niveau pigmentaire. Par conséquent, les conditions générales de vie dans lesquelles se produit le phénomène d'homochromie d'Oedipoda sont telles qu'aucun autre facteur n'agit dans le même sens, en limitant les manifestations propres de ce phénomène.

L'adaptation chromatique n'est liée ni à l'origine géographique des individus ni à une influence parentale génétique ou non génétique. Il n'y a donc pas de races différemment pigmentées.

La pigmentation d'Oedipoda est liée étroitement et uniquement à la couleur du sol.

L'étude des variations pigmentaires durant le développement larvaire montre que les possibilités d'adaptation se manifestent très tôt, dès le deuxième stade larvaire.

L'ajustement chromatique du tégument de l'animal par rapport au sol peut être réalisé à n'importe quel moment du cycle biologique. La coloration imaginaire elle-même peut être modifiée par le substrat.

Les oedipodes ne s'adaptent que sur un nombre limité de sols colorés. Les individus homochromes se rattachent à quatre types pigmentaires principaux : rouge, noir, gris et jaune. Ils ne présentent jamais de colorations vertes ou bleues.

Les résultats des études morphologique et chimique des différents types de coloration permettent d'expliquer les limites de l'homochromie. En effet, les oedipodes réalisent l'adaptation chromatique de leur tégument au moyen seulement de deux types de granules pigmentaires localisés dans l'hypoderme : les uns rouges brun et les autres jaunes. Le changement de couleur tégumentaire résulte principalement de variations dans la densité des granules rouges brun.

L'étude chimique a permis de caractériser la nature des pigments hypodermiques hydrosolubles qui sont quantitativement les plus représentés : ce sont des pigments tétrapyrroliques, comparables aux pigments tétrapyrroliques bruns des mantes "brunes" et aux pigments bruns obtenus dans l'oxydation de GMELIN de la biliverdine authentique (VUILLAUME, 1968). La pigmentation toujours verte de l'hémolymphe est due à un chromoprotéide dont le groupement prosthétique est la biliverdine IX α .

Il est intéressant de retrouver chez Oedipoda les pigments tétrapyrroliques "vert" et "bruns" responsables des pigmentations vertes et brunes de Mantis religiosa, alors que le déterminisme biologique de la pigmentation de ces deux insectes est différent. Les variations pigmentaires de Mantis obéissent à un système biochimique d'oxydo-réduction de pigments tétrapyrroliques sous la dépendance de chacune des composantes de l'irradiation lumineuse (VUILLAUME, 1968). Chez Oedipoda, il n'y a pas d'action directe de l'irradiation lumineuse sur le tégument. On pourrait toutefois envisager l'existence d'un système d'échanges continuels du même type entre ces pigments tétrapyrroliques vert (hémolymphe) et bruns (hypoderme). Il ne semble pas non plus exclu qu'il

puisse exister un système d'oxydo-réduction entre les biladiénones (rouges) et les bilènediones (jaunes) et que ce dernier soit régi par le mécanisme physiologique de l'homochromie.

Dans une étude récente, FUZEAU-BRAESCH (1968) a démontré l'existence d'ommochromes chez Oedipoda. Par conséquent, dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses sur le rôle respectif des deux types de pigments dans la coloration visible de l'animal.

Des pigments sont déposés dans l'ensemble du tégument et à la surface de l'oeil. Or, les variations pigmentaires homochromes observées sont liées à la vision des sols colorés par l'animal. La lumière réfléchie par le substrat coloré parvient aux yeux composés des larves et des imagos ; les yeux, transmettent les excitations aux centres nerveux, tandis que les ocelles n'interviennent pas comme voie de transmission.

Une coloration jaune apparaît chez les animaux aveuglés (yeux vernis) chez ceux maintenus à l'obscurité complète et en élevage sur sol jaune : nous la désignons sous le nom de "couleur de base". Sur substrats noir, rouge et gris, apparaissent les granules pigmentaires rouges dont les proportions relatives déterminent les différents types pigmentaires homochromes.

L'étude électrorétinographique (MONTEL, 1968) montre une modification corrélative de la vision des animaux. Celle-ci se modifie par une diminution de l'amplitude des réponses. Les sensibilités décroissent pour un même stimulus du lot jaune au lot rouge en passant par les lots gris et noir. Parallèlement, la réponse des oedipodes possédant le plus de granules pigmentaires rouges est plus faible dans la région des grandes longueurs d'onde du spectre.

Les pigments déposés dans l'oeil semblent fonctionner comme une trame filtrante modifiant la vision. On peut émettre l'hypothèse selon laquelle la synthèse pigmentaire de l'ensemble du corps de l'animal ne serait que la conséquence d'un mécanisme concernant primordialement la

vision et assurant le maintien d'un niveau qualitatif et quantitatif de photoréception compatible avec la vie de l'animal (FUZEAU-BRAESCH, 1968_a)

L'ajustement homochrome d'Oedipoda sur les différents sols colorés n'est qu'approché, ainsi que le suggèrent les résultats des analyses physique, spectrophotométrique et colorimétrique. Il n'y a pas concordance parfaite de la couleur (teinte et saturation). Ainsi, les oedipodes jaunes, gris et noirs acquièrent la même teinte (longueur d'onde dominante) que leurs substrats respectifs : sable jaune, sable de Fontainebleau et ardoise. Dans le cas où les animaux ne présentent pas la même teinte que le substrat : cas des oedipodes rouges, l'adaptation se réalise au niveau de la saturation. Les oedipodes noirs sont le plus homochromes ; en effet, ils présentent la même clarté que l'ardoise. Il est probable que, dans la nature, ces degrés d'ajustement suffisent car une partie du sol renvoie de la lumière colorée qui contribue à dissimuler les oedipodes dans leur milieu.

D'un point de vue physique, les différentes pigmentations noires, rouges, grises et jaunes correspondent à des couleurs jaunes comprises entre 576 et 588 mμ, de saturation et de clarté différentes : ce sont les couleurs du tégument (cuticule et hypoderme sous-jacent).

Ces résultats confirment ceux de l'analyse morphologique. En effet, les couleurs jaunes les plus sombres et les moins saturées correspondent aux oedipodes rouges et noirs dont le tégument renferme à la fois de nombreuses tâches mélaniques cuticulaires et des granules jaunes. Les plus claires et les plus saturées sont celles des insectes jaunes et gris dont la cuticule est presque dépourvue de mélanine et l'hypoderme renferme des granules rouges en faible proportion. Les oedipodes gris s'avèrent être les plus clairs, ils possèdent moins de granules pigmentaires jaunes que les oedipodes jaunes.

En outre, les oedipodes ne s'adaptent que dans des portions de longueurs d'onde étroites : entre 574 et 601 mμ. En dehors de ces limites, ils ne présentent aucune adaptation chromatique et acquièrent alors la "couleur de base" jaune dont la teinte ou longueur d'onde dominante est 580 mμ.

1.1.1
der, noch

adoption

dear

from

adoption

from

from

from

?

?

Si l'animal est élevé sur un sol de teinte adéquate mais soumis à des lumières colorées, il devient jaune. Pour que l'homochromie se réalise, il faut donc, en outre, que la lumière incidente soit différente de la lumière réfléchie par le substrat.

On observe dans un seul cas (oedipodes noirs) que l'ajustement de la teinte de l'animal à celle du sol peut être complété par une harmonisation de la clarté. Dans les autres cas étudiés, il n'y a jamais concordance de la clarté du substrat et des oedipodes.

L'homochromie d'Oedipoda coerulescens est à point de départ oculaire ; il n'y a pas homoleucie (selon PIERON, 1914), c'est à dire une harmonisation de facteurs de réflexion, entraînant par hasard une analogie de couleurs.

Loin d'avoir épuisé un sujet aussi vaste, l'analyse de l'homochromie faite chez Oedipoda coerulescens offre des perspectives attirantes chez des espèces voisines comme Locusta migratoria, homochrome sur fond noir.

Des recherches relatives au mécanisme physiologique de l'homochromie pourront être entreprises. De nombreux problèmes restent à résoudre, notamment sur les plans chimique et biochimique. Enfin, l'éthologie de l'homochromie, en d'autres termes, la question du choix du substrat pourra être envisagée.

*

*

*

B I B L I O G R A P H I E

* * *

ALBRECHT (F.O.), VERDIER (M.) et BLACKITH (R.E.) 1958 - Détermination de la fertilité par l'effet de groupe chez le criquet migrateur (Locusta migratoria migratorioides R. et F.) Bull. biol. Fr. Belg., 92, fasc. 4, p. 349-427

ALBRECHT (F.O.) 1965_a - Influence du groupement, de l'état hygrométrique et de la photopériode sur la résistance au jeûne de Locusta migratoria migratorioides R. et F. (Orthoptère, Acridien) Bull. biol. Fr. Belg., 99, n° 3, p. 287-339

1965_b - La résistance au jeûne des imagos isolés et groupés chez Locusta migratoria migratorioides R. et F. Proc. XIIth. Cong. Ent., London, 1964, p. 391-392

AUTRUM (H.) et STUMPF (H.) 1953 - Elektrophysiologische Untersuchungen über das Farbensehen von Calliphora Z. vergl. Physiol., 35, p. 71-104

BENNETT (R.R.) 1967 - Spectral sensitivity studies on the whirligig beetle, Dineutes ciliatus J. Insect. Physiol., 13, p. 621-633

BENNETT (R.R.), TUNSTALL (J.) et HORRIDGE (G.A.) 1967 - Spectral sensitivity of single retinula cells of the locust. Z. vergl. Physiol., 55, p. 195-206

- BERNHARD (C.G.) et OTTOSON (D.) 1960 - Studies on the relation between the pigment migration and the sensitivity changes during dark adaptation in diurnal and nocturnal Lepidoptera.
J. gén. Physiol., 44, p. 205-215
- BOURLIERE (F.) 1942 - Sur l'homochromie de quelques Orthoptères et son rôle protecteur
Bull. Soc. ent. Fr., 47, p. 116-117
- BRUNTZ (L.) 1906 - Orthoptères d'Algérie - Un cas d'homochromie
Bull. Soc. zool. Fr., 31, p. 118-121
- BURKHARDT (D.) 1964 - Colour discrimination in insects
Adv. Insect. Physiol., 2, p. 131-169
- BURR (M.) 1897 - Variations of colour in the Oedipodinae
Trans. ent. Soc., London, 2, p. 14-16
- BURTT (E.) 1951 - The ability of adult grasshoppers to change colour on burnt ground
Proc. Roy. Soc., London, A, 26, p. 45-48
- BURTT (E.T.), CATTON (W.T.) ET COSENS (D.J.) 1965 - Electrical potential field in eye and optic lobe of locust : potential variations and changes in visual threshold during light -and dark- adaptation.
Proc. Int. Symposium on the functional organization of the compound eye. 25-27 octobre 1965.
- BYZOV (A.L.) et MAZOKHIN-PORSHNYAKOV (G.A.) 1963 - Analysis of the Electroretinogram of Insects
Biofizika, 8, n° 4, p. 542-553
- CHEVALIER (M.) et GRISON (P.) 1963 - in A.S. BALACHOWSKY -
Traité d'Entomologie appliquée à l'Agriculture.
Vol. 2, MASSON, Paris

- CHOPARD (L.) 1949 - Le mimétisme. Payot ed. Paris
1951 - Faune de France - 56 - Orthoptéroïdes, 359 pages -
531 figures.
- COMMISSION INTERNATIONALE DE L'ECLAIRAGE, 1931 - Recueil des Travaux
et Compte Rendu des Séances - 8e session - Cambridge,
p. 19-29 et 160-170
- COTT (H.B.) 1940 - Adaptative coloration in Animals
London, Methuen et Co, 508 pages
- CUENOT (L.) 1916 - Le Cyrtaspis scutata (Orth. Locust.) - Sa présence
à Arcachon -Géonémie - Homochromie
Arch. Zool. exp. gén., 54, n° 4, p. 75-85
- DETHIER (V.G.) 1963 - The Physiology of Insect Senses.
Methuen, London and New-York
- DREUX (P.) 1962 - Recherches écologiques et biogéographiques sur les
Orthoptères des Alpes françaises - Thèse de Doctorat - Paris -
- DUPONT-RAABE (M.) 1957 - Les mécanismes de l'adaptation chromatique
chez les insectes
Arch. Zool. exp., 94, p. 61-293
- EINSENTRAUT (M.) 1927 - Beitrag zur Frage des Farbanpassung der Orthop-
teren an die Färbung der Umgebung.
I. Die Farbvariationen von Oedipoda coerulescens und ihre
Beziehung zur Bodenfarbe.
Ztschr. Morph. Oekol. Tiere, 7, p. 609-642
- ERGENSE (S.) 1950 - Untersuchungen über Farbanpassung und Farbwechsel
bei Acrida turrita. Z. Vergl. Physiol., 32, p. 530-551
1951 - Wählen Heuschrecken ein homochromes Milieu ?
Deutsche Zoologische Zeitschrift, I, n° 2, p.123-133

- 1952_a - Homochrome Farbanpassung bei Oedipoda larven
Z. Verg. Physiol., 34, p. 163-165
- 1952_b - Erkennen homochrome Heuschrecken die Farbe oder die Graustuffe ihrer Umgebung.
Rev. Fac. Sc. Istambul, Série B, 17, n° 4, p.305-313
- 1952_c - Spielt das Auge beim homochromen Farbwechsel von Acrida turrita eine Rolle ? Z. Vergl. Physiol., 34, p. 159-162
- 1952_d - Farbanpassung entsprechend der Jeweiligen substrätfärbung bei Acrida turrita. Z. Vergl. Physiol., 34, p. 69-74
- 1953_a - Bevorzugung homochromen milieu durch Oedipoda larven
Rev. Fac. Sc. Istambul, Série B, 18, n° 1, p. 63-66
- 1953_b - Homochromer Farbwechsel ohne Häutung bei Heuschrecken auf schwarzem Untergrund. Zool. Jb. Jena, 81, p. 604-609
- 1953_c - Weitere Untersuchungen über die biologische Bedeutung der Schutzfärbung. Mitteilung aus dem Zoologischen Museum in Berlin, 29, n° 1, p. 127-133
- 1954_a - Über den Angeblichen Einfluss von Frischem Grünem Futter auf dem Farbwechsel von Acrida turrita
Z. Vergl. Physiol., 36, p. 235-237
- 1954_b - Das verhalten der Hämolymphe im verlauf des Farbwechsels. Z.Vergl. Physiol., 36, p. 238-240
- 1954_c - Weitere Untersuchung über Schwarzanpassung bei Imagines von Heuschrecken
Mitteilung aus dem Zoologischen Museum in Berlin, 30, n° 1, p. 107-110
- 1955_a - Über die Faktoren, die grunfärbung bei Acrida bedingen
Z. Vergl. Physiol., 37, p. 221-225
- 1955_b - Der imaginale homochromer Farbwechsel bei Orthopteren
Rev. Fac. Sc. Univ. Istambul, 20, p. 113-116
- 1955_c - Weitere Untersuchungen über Farbanpassung bei Oedalus decorus. Z. für Vergl. Physiol., 37, p. 226-229

- 1955_d - Über die Bevorzugung eines homochromen Milieus bei Heuschrecken und Gottesaugenfliegen.
Zoologie Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere., 83, n° 3/4, p. 318-322.
- 1956_a - Homochromer Farbwechsel bei geblendeten Oedalus decorus. Z. Vergl. Physiol., 38, p. 311-314.
- 1956_b - Wesen und biologische Bedeutung der Homochromie
Proceedings XIV International Congress of Zoology, Copenhage.
- 1957 - Homochromie und Dressierbarkeit nach Versuchen mit Oedipoda coerulescens Imagines.
Zool. Anz., 158, n° 3-4, p. 38-44.
- FABER (A.) 1937 - Die Laut- und Bewegungsäusserungen der Oedipodinen
Zeit. Wiss. Zool., 149, p. 1-85.
- FABRE (J.H.) 1919 - Souvenirs entomologiques (6ème série).
Etudes sur l'instinct et les mœurs des Insectes.
Delagrave ed., Paris, p. 264-281.
- FAURE (J.C.) 1932 - The phases of Locusts in South Africa
Bull. ent. Res, 23, p. 293-424.
- FISCHER (H) et DOBENECK (H.), 1947, Fiat review of german Science,
Biochem., 1, p. 129-139.
- FRISCH (VON K.) 1915 - Der Farbensinn und Formensinn der Biene.
Jbr. Abt. Allgem. Zool. Physiol. Tiere, 35, p. 1-182.
- FULTON (B.B.) 1929 - The camouflage cricket Neduba carinata Walker
(Orthoptera, Tettigonidae).
Pan Pacific Ent., 5, p. 175-180.
- FUZEAU-BRAESCH (S.)
1960 - Etude biologique et biochimique de la pigmentation

d'un insecte : Gryllus bimaculatus de Geer (Gryllide, Orthoptère).

Bull. biol. Fr. Belg., 94, fasc. 4, p. 525-627.

1966 - Etude du noircissement cuticulaire non exuvial chez Locusta migratoria.

J. Insect. Physiol., 12, p. 1363-1368.

1967 - Contribution à l'étude de l'homochromie chez Locusta migratoria.

Coll. Int. sur l'effet de groupe chez les animaux. C.N.R.S. Paris-Novembre 1967. p. 163-171.

1968_a - Mécanismes de l'homochromie chez différentes espèces d'insectes.

13e Congrès International d'Entomologie - Moscou 1968 (sous presse).

1968_b - Recherche de la Xanthommatine chez deux insectes : Locusta migratoria et Oedipoda coerulescens.

C.R. Acad. Sc., 267, p. 2030-2033.

GOLDSMITH (T.H.), 1964 - The visual system of insects in The Physiology of Insecta (Ed. by ROCKSTEIN, 1, p. 397-462 - Academic Press, New-York).

GRASSEⁱ (P.P.) 1946 - Sociétés animales et effet de groupe.

Experientia, 11, p. 77-116.

1965 - Les effets de groupe et les actions psychosomatiques chez les insectes.

XIIth. int. Congr. Ent., London, 1964, p. 52-58.

GUI (H.L.), PORTER (L.C.) et PRIDEAUX (G.F.) 1942 - Response of insects to color, intensity and distribution of light.

Agr. Eng. 23, p. 51-58.

GUILAROV (M.S.) 1959 - The regularity of changes in the morphological peculiarities of arthropods when adopting the above ground habitat.

Trudy Inst. Morph. Zhiv. Severtsova. Moscou, 27, p. 118-133.

- HARDY (A.C.) 1936 - Handbook of Colorimetry - Cambridge -
Mass. Inst. of Technology - 87 pages.
- HERTZ (M.) et IMMS (A.D.) 1937 - On the responses of the African
migratory locust to different types of background.
Proc. R. Soc., London, Série B, vol. 122, p. 281-297.
- HIDAKA (T.), KIMURA (T.) et ONOSAKA (M.) 1959 - Experiments on the
protective coloration of pupae of the swallowtail, Papilio
xuthus L.
Zool. Mag., 68, p. 222.
- HIDAKA (T.) 1961 - Recherches sur le mécanisme endocrine de l'adap-
tation chromatique morphologique chez les nymphes de Papilio
xuthus L.
J. Fac. Sc., Univ. Tokyo, 9, p. 223-261.
- HINTON (H.E.) 1962 - The ways in which insects change colour.
Sci. Proc., London, 48, p. 341-350.
- HOCKING (B.) 1964_a - Fire melanism in some African grasshoppers.
Evolution, Lancaster, Pa, 18, p. 332-335.
1964_b - Aspects of insect vision
Can. Ent., 96, p. 320-334.
- HUNTER-JONES (P.) 1956 - Instructions for rearing and breeding locusts
in the laboratory.
Fasc. Anti-Locust Res. Centre, London, 9 pages.
1958 - Laboratory studies of the inheritance of phase
characters in locusts.
Anti-Locust Bull., 29, 32 pages.
- ISELY (F.B.) 1938 - Survival value of acridian protective coloration.
Ecology, 19, p. 370-389.

- KRAUSSE (A.H.) 1911 - Caloptenus italicus L. und Oedipoda coerulescens L.
Beirrende oder schrekerzeugende Farben ?
Ztschr. Wiss. Insektenbiol., VII, p. 92-94.
- LE GRAND (Y.) 1948 - Optique Physiologique - Tome II Lumière et Couleurs.
Ed. Rev. Opt., 490 pages - 125 figures.
- 1960 - Vision des couleurs.
Univ. Paris - Palais de la Découverte.
- 1967 - Lumière et Vie animale - PUF - Paris - 163 pages.
- LEVITA (B.) 1963_a - Elevage au laboratoire d'un acridien homochromique :
Oedipoda coerulescens L.
Bull. Soc. ent. Fr., 68, p. 56-60.
- 1963_b - Reproduction au laboratoire des phénomènes d'homochromie
chez un acridien : Oedipoda coerulescens L.
Bull. Soc. zool. Fr., 88, p. 354-355.
- 1966_a - Mécanisme pigmentaire de l'homochromie chez Oedipoda
coerulescens L.
C.R. Acad. Sc., 262, p. 1763-1765.
- 1966_b - Pigmentation et photosensibilité chez Oedipoda coeru-
lescens L.
C.R. Acad. Sc., 262, p. 2496-2497.
- 1968_a - Nouvelle méthode d'analyse spectrophotométrique et
colorimétrique de téguments d'insectes in vivo.
75 - Jahre Abteilung für Optische Messinstrumente 1893-
1968 - CARL ZEISS - Oberkochen/Württ. p. 128-133.
- 1968_b - Etude spectrophotométrique in vivo de l'homochromie
d'Oedipoda coerulescens L. (Acridien, Orthoptère).
13e Congrès International d'Entomologie - MOSCOU 1968 -
(sous presse).

MAITLAND (P.) 1950 - Biogenetic origin of the pyrrole pigments.
Quart. Rev., 50, p. 45-68.

MARTY (R.) 1968 - Recherches écologiques et biochimique sur les Orthoptères des Pyrénées.
Doctorat d'Etat - Toulouse.

MONTEL (M.) et al. 1964 - Réponses ERG du criquet à des stimulations lumineuses variables.
C.R. Soc. biol. Fr., 158, n° 3, p. 474-478.

1967 - Etude des réponses électrorétinographiques des Mantes de diverses couleurs à des stimulations lumineuses de longueurs d'onde et d'intensité variées.
C.R. Soc. biol. Fr., 160, n° 10, p. 1837-1840.

1968 - Communication personnelle.

NICOLAS (G.) et FUZEAU-BRAESCH (S.) 1968 - Etude de quelques facteurs contrôlant l'homochromie chez Locusta migratoria migratorioides (Orthoptère).
C.R. Soc. biol. Fr., (sous presse).

NOLTE (H.W.) 1959 - Untersuchungen zum Farbensehen des Rapsglanzkäfers Meligethes aeneus.
Biol. Zbl., 78, p. 63-107.

NOMURA (T.) 1959 - Etude chromatographique de l'ichthyoverdine, pigment des écailles de Cololabis saira Brevoort.
C.R. Soc. biol., Fr., 43, p. 873-876.

NOMURA (T.), GAUDEMER (A.), BARBIER (M.) et TSUCHIYA (Y.)
1966 - Sur la structure chimique de l'ester diméthylque de la biliverdine IX α .
Bull. Soc. Chim. Fr., 6, p. 2111-2112.

OKAY (S.) 1954 - Further investigations on colour changes in Orthoptera.
Comm. Fac. Sc. Univ., Ankara, 4, p. 31-43.

PANTEL (J.) et SINETY (R. de) 1918 - Réaction chromatique et non chromatique de quelques Phasmides aux excitations dépendant de la lumière.

Bull. biol. Fr., Belg., 52, p. 177-283.

PASSAMA-VUILLAUME (M.)

1964 - Sur la pigmentation verte de Mantis religiosa.
C.R. Acad. Sc., 258, p. 6549-6552.

1965 - Etude du pigment vert chez Locusta migratoria L. normal et albinos.

Bull. Soc. zool. Fr., 90, p. 485-493.

PASSAMA-VUILLAUME (M.) et LEVITA (B.) 1966 - Sur les pigments tétrapyrroliques d'Oedipoda coerulescens L. (Acridien, Orthoptère)

C.R. Acad. Sc., 263, p. 1001-1003.

PAUTSCH (F.) 1949 - The effet of monochromatic light on the melanin formation in the Walking Stick Dixippus morosus.

Bull. Acad. Pol. Sc., B, p. 277-287.

PENEAU (M.J.) 1919 - Deux orthoptères capturés sur les schistes houillers de Mouzeil.

Bull. Soc. Sc. nat., Ouest, France, 5, p. 19-20.

PIERON (H.) 1914 - Recherches sur le comportement chromatique des Invertébrés et en particulier des Isopodes.

Bull. Sc. Fr. Belg. 48.

POPOVICI-BAZNOZANU (A.) 1911 - Les colorations homochromes individuelles.

Ann. biol., 1, p. 47-59.

POULTON (E.B.) 1926 - Protective resemblance borne by certain African insects to the blackened areas caused by grass fires.

Vehr. 3 intern. Ent. Kongr. Zurich II, p. 433-451.

PRIEBATSCH (I.) 1933 - Der Einfluss des Lichtes auf Farbwechsel und Phototaxis von Dixippus (Carausius) morosus.

Ztschr. Vergl. Physiol., 19, p. 453-488.

- RABAUD (E.) 1923 - Recherches sur la variation chromatique et l'homo-chromie des Arthropodes terrestres.
Bull. biol. Fr. Belg., 57, p. 1-69.
- RAMME (W.) 1951 - Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südoost Europa und Vorderasien. Akad. Verlag, Berlin.
- RUCK (P.) 1965 - The components of the visual system of a dragonfly.
J. gen. Physiol., 49, p. 289-307.
- SANNIE (C.) 1937 - Chromatographie sous pression.
Bull. Soc. Chim. Fr., 4, p. 580-582.
- SEGUY (E.) 1936 - Code Universel des couleurs.
PAUL LECHEVALIER ed. Paris - 720 couleurs.
- SCHLEIP (W.) 1921 - Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Färbung von Dixippus und die Frage der Erblichkeit des erworbenen Farbkleides.
Zool. Anz., 52, p. 151-160.
- SCHUSTER (W.) 1909 - Zur Biologie und Verbreitung der bläulichen und der Klapper heuschrecke, örtlich isolierte Fundplätze der Oedipoda coerulescens und miniata.
Ent. Rundschau, 26, p. 70-71.
- SCHWARTZ (D.) 1963 - Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Ed. Flammarion.
- SIMES (J.A.) 1933 - Adaptable protective resemblance of an acridian (Orthoptera) of the genus Oedipoda to the rocks of its localities.
Proc. roy. ent. Soc., London, 8, p. 138-139.
- TIXIER (R.) 1947 - Contribution à l'étude de l'ester méthylique de la biliverdine IX α .
Bull. Soc. Chim. biol., 27, p. 621-626.

- TUNSTALL (J.) et HORRIDGE (G.A.) 1967 - Electrophysiological investigation of the optics of locust retina.
Z. vergl. Physiol., 55, p. 167-182.
- VUILLAUME (M.) et LEVITA (B.), 1967 - Sur les pigments tétrapyrroliques, constituants essentiels des colorations homochromes d'Oedipoda coerulescens L. (Acridien, Orthoptère).
C.R. Acad. Sc., 264, p. 2591-2593.
- VUILLAUME (M.) 1968 - Pigmentations et variations pigmentaires de trois Insectes : Mantis religiosa (L.), Sphodromantis viridis (F.) et Locusta migratoria (L.).
Bull. biol. Fr. Belg., 102, n°2, p. 147-232.
- VUILLAUME (M.) et GROUSELLE (M.) 1968 - Sur les pigments tétrapyrroliques verts de quelques insectes.
Bull. Soc. Chim. biol., 50, n°3, p. 681-683.
- VERRIER (M.L.) 1929 - Observations préliminaires sur les variations chromatiques de quelques orthoptères.
Bull. Soc. zool. Fr., 54, p. 73-75.
- VOSSELER (J.) 1903 - Beitrage zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunisiens.
Zool. Jahr. Syst., 16-17, p. 337-404 et p. 1-98.
- WALTHER (J.B.) 1958 - Changes induced in Spectral sensitivity and form of retinal action potential of the cock-roach eye by selective adaptation.
J. Insect. Physiol., 2, p. 142-151.
- WALTHER (J.B.) et DODT (E.) 1959 - Der Spektralsensitivität von Insektenkomplex augen im Ultraviolett bis 290 mμ.
Z. Naturf., 14, p. 273-278.
- WEISS (H.B.), SORACI (F.A.) et MC COY (E.E.) 1941 - Notes on the reactions of certain insects to different wave-lengths of light.
J. N-Y- Ent. Soc., 49, p. 1-20.

WEISS (H.B.) 1942 - The behavior of certain insects to various wavelengths of light.

J- N-Y- Ent. Soc., 50, p. 1-35.

1943 - Color perception by insects.

J. econ. Ent., 36, n° 1, p. 1-17.

WILDE (J de) et BONGA (H.) 1958 - Observations on threshold intensity and sensitivity to different wavelengths of photoperiodic response in teh Colorado beetle, Leptinotarsa decemlineata.
Entom. exp. appl., 1, p. 301-307.

WITH (T.H.) 1960 - Biologie der Gallenfarbstoffe
G. Thième éd. Stuttgart, 377 p.

*

*

*

